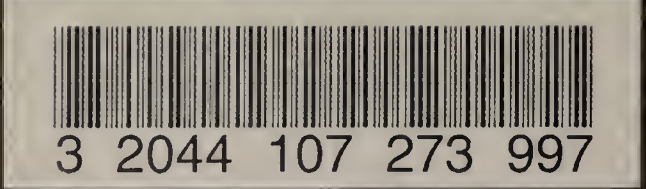

Paleo
Po
82


3 2044 107 273 997


Paleobot



Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie.

Ein Beitrag zur
„phylogenetischen Pflanzenhistologie“

von

Dr. Otto Porsch,
Assistent am botanischen Institut der k. k. Universität Wien.

Mit 4 Tafeln und 4 Abbildungen im Texte.

„Wir kommen, mögen wir von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehen oder eine bestimmte einzelne Erscheinung zu erklären versuchen, immer zu dem Satze, dafs nur die phylogenetische Einsicht uns über die Bedeutung der organischen Einrichtungen und ihre Stellung im ganzen Bauplan der organischen Natur Auskunft zu geben vermag.“
C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre 1884, p. 457.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1905.

Dem Meister phylogenetischer Forschung,

seinem hochverehrten Lehrer und Vorstande,

Herrn

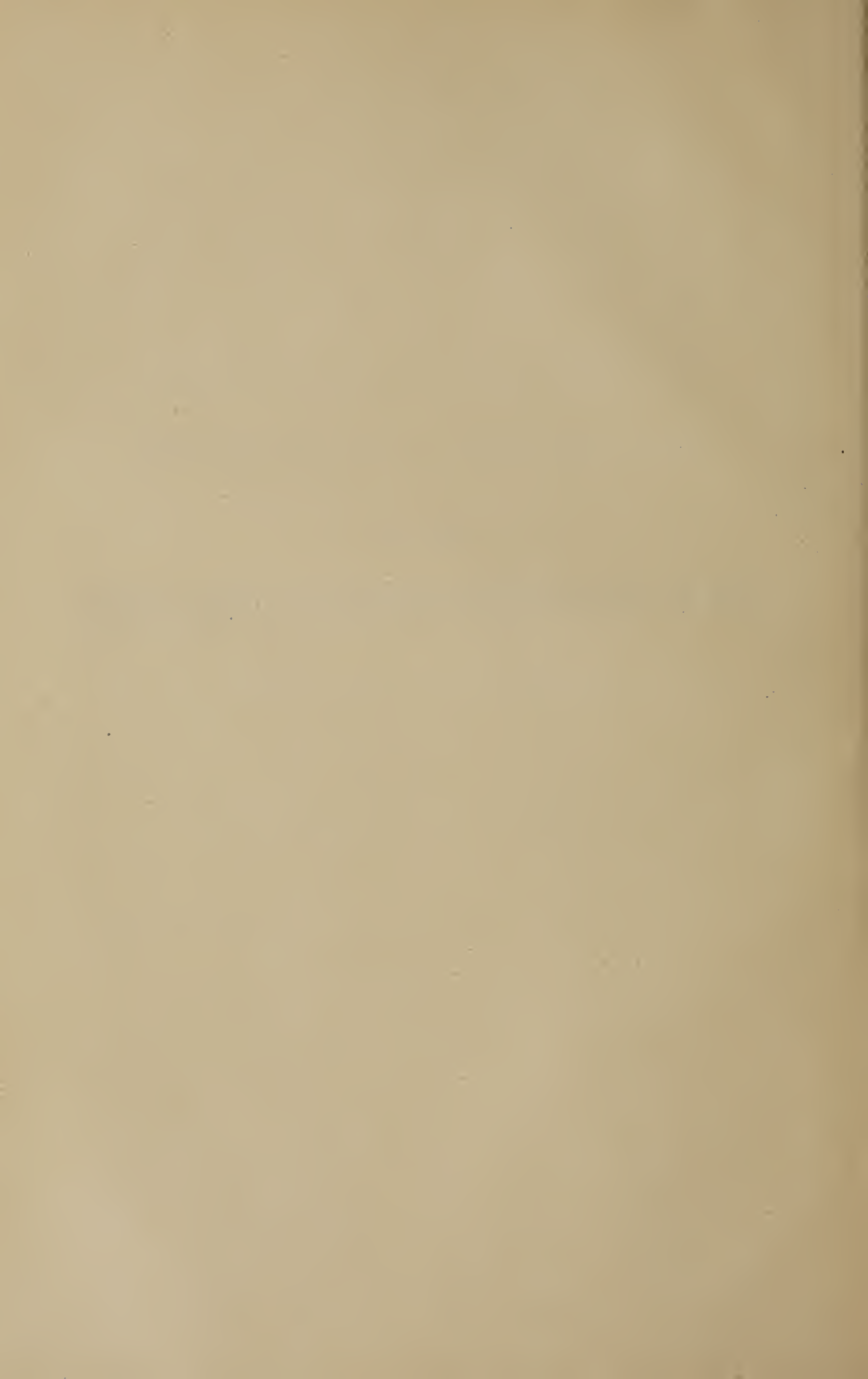
Prof. Dr. Richard Ritter Wettstein v. Westersheim

widmet diesen phylogenetischen Versuch

als geringes Zeichen

seiner aufrichtigen Dankbarkeit und Verehrung

Der Verfasser.



Vorwort.

Das vorliegende Buch will nicht mehr und nicht weniger sein als ein grundlegender Beitrag zur Begründung einer botanischen Zukunftsdisziplin, die am besten als „phylogenetische Pflanzenhistologie“ zu bezeichnen wäre. Da gegenwärtig auf botanischem Gebiete die Histologie der Anatomie nicht so selbständig gegenübersteht wie auf zoologischem Gebiete, wäre sie auch als „phylogenetische Pflanzenanatomie“ zu bezeichnen, wenn dieser in letzter Zeit in etwas anderem Sinne gebrauchte Ausdruck nicht leicht zu Mißverständnissen führen würde. Weil die physiologische Pflanzen*anatomie* in ihren uns derzeit vorliegenden reichen Arbeitsergebnissen zum großen Teil Pflanzen*histologie* ist, mag es im folgenden zur Charakteristik der neuen Forschungsrichtung erlaubt sein, die physiologische Anatomie ihr gegenüberzustellen. Da es sich mir hier nicht um neue Namen, sondern um klare Begriffsbestimmung handelt, glaube ich, daß gerade aus der Gegenüberstellung der Arbeitsprogramme der bis jetzt als physiologische Pflanzenanatomie bezeichneten Richtung der neuen Disziplin gegenüber die Aufgaben der letzteren um so deutlicher werden.

Die *physiologische* Pflanzenanatomie hat uns, ausgehend von der gesund nüchternen Voraussetzung eines innigen Zusammenhanges zwischen Bau und Funktion der Pflanzenorgane einen klaren Einblick in die feineren und feinsten Organeinheiten des Pflanzenkörpers gegeben. Sie hat uns in den jüngsten Entdeckungen *Haberlandt's*, den pflanzlichen Sinnesorganen, eine bis dahin mit großem Wohlbehagen gehütete Kluft zwischen Pflanzen- und Tierreich überbrückt. Sie hat uns gezeigt, was die Pflanze an Bildungsvermögen aufzu-

bringen vermag, wenn es gilt, sich für eine bestimmte Funktion ein zweckentsprechendes Organ zu schaffen und sich den Anforderungen der Außenwelt anatomisch und histologisch anzupassen; sie „beschreibt diese Anpassungen im inneren Bau der Pflanzen, sie gibt aber keine Erklärung ihres Zustandekommens und will auch keine geben.“ [1])

In der Konsequenz dieses Arbeitsprogrammes liegt ihre Größe, aber auch — ihre Grenze. Denn das letzte und höchste Endziel der Erforschung der belebten Natur bleibt doch immer die Erklärung des Zustandekommens von Entwicklungsprodukten niederen und höheren Grades, mag diese Erklärung zunächst vielleicht auch in nichts anderem bestehen als in der rohen Erkenntnis einiger Hauptetappen des historischen Werdeganges derselben, mag uns auch der Begriff des Anpassungsvorganges in den ausschlaggebenden inneren Komponenten seines Geschehens noch ein Geheimnis bleiben. Die Erkenntnis der phylogenetischen Entwicklung der Lebenseinheiten bleibt wohl nach wie vor unser höchstes Problem, dem gerade die bedeutendsten Errungenschaften sämtlicher Spezialdisziplinen nur wilkommene Stufen zur Erreichung desselben sind.

So hoch dieses Ziel, so schwierig ist auch jeder Annäherungsversuch an dasselbe. Denn was die Philosophie für die menschliche Gesamtwissenschaft, bedeutet die Phylogenie für die Wissenschaft der belebten Natur. Wie der Philosoph aus der gesamten menschlichen Gedankenarbeit die großen Endschlüsse zu ziehen hat, hat auch der Phylogenetiker den verworrenen roten Faden aufzudecken, der in der bunten Vielheit der Lebensäußerungen eines belebten Organismus zu dessen Vergangenheit führt. Was dies zu bedeuten hat, das hat jeder an sich erfahren, der es einmal ehrlich versucht hat, auch nur die kleinste Formengruppe entwicklungsgeschichtlich, d. h. in der Erkenntnis der für ihre gegenwärtige Konstitution ausschlaggebenden historischen Faktoren klarzulegen. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein und wäre ein Anachronismus, diese Schwierigkeiten auch nur einigermaßen näher zu analysieren. Abgesehen davon, daß ich mich hierzu noch keineswegs für berufen fühle, sind meine Absichten in diesem Buche viel niedriger gestimmt. Mir gilt es, hier bloß zu zeigen, welcher Vertiefung die Pflanzenanatomie im weiteren Sinne noch fähig ist, wenn ihre Tatsachen auf die Basis der phylogenetischen Betrachtung gestellt

[1]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 7.

werden. Es gilt zu zeigen, wo die physiologische Anatomie aufhört und ihrer Programmstellung entsprechend auch aufhören muß, und eine andere Disziplin anfängt, die über ihre ersten bewußten Lebensregungen noch nicht hinausgekommen ist.

Hat uns die physiologische Pflanzenanatomie klar gezeigt, was die Pflanze bilden kann, weil sie es braucht, so soll uns die phylogenetische Anatomie bzw. Histologie zeigen, was die Pflanze auf Grund ihrer Vergangenheit **nicht** kann, obwohl sie es braucht resp. was sie aus demselben Grunde ausbilden muß, obwohl sie es **nicht** braucht. Sucht und findet die erstere eine Harmonie, so findet letztere häufig eine Dissonanz zwischen Bau und Funktion. Erklärt die erstere diese Harmonie aus den Anforderungen der Gegenwart, so erklärt die letztere diese Dissonanz aus den Anforderungen der Vergangenheit. Das Arbeitsprogramm der phylogenetischen Pflanzenhistologie lautet demgemäß kurz: Die Vergangenheit als Maßstab für die Gegenwart, übertragen auf die Erkenntnis des feineren Baues des Pflanzenkörpers.

Es frägt sich nun, welche Voraussetzungen diese neue Disziplin hat und welche Methoden ihr zur Verfügung stehen. Ihre Voraussetzungen sind allerdings sehr hoch gespannt. Sie heißen: möglichst vielseitige kritische Verwertung alles dessen, was die übrigen Disziplinen an positiven Ergebnissen für einen bestimmten Organismus bzw. Formenkreis zu verzeichnen haben. Daß hiebei die Ergebnisse der physiologischen Anatomie zu den wichtigsten Forderungen gehören, ist wohl selbstverständlich; denn solange man sich nicht darüber klar ist, was die Pflanze für ihren eigenen physiologischen Haushalt im großen wie im kleinen braucht, läßt sich niemals eine bestimmte Differenzierung als überflüssiges Erbstück auffassen. Aber nicht minder und in vielen Fällen noch wichtiger ist die vielseitigste Berücksichtigung der systematischen Stellung, Verwandtschaftsverhältnisse, vergleichenden Morphologie, Entwicklungsgeschichte, ja selbst der Phytopaläontologie usw., kurz aller jener Disziplinen, die in ihren Ergebnissen Hilfsmittel für die Beurteilung der Vergangenheit eines bestimmten Organismus an die Hand geben. Denn die Allmacht der Vererbung läßt sich einmal nicht als einer der wichtigsten, formbestimmenden Einflüsse ausschalten, und jeder Organismus ist immer vielmehr der Nachkomme seiner Vorfahren als der Spielball der auf ihn gegenwärtig einwirkenden Faktoren. Soweit die Voraussetzungen. Daraus

ergeben sich von selbst die Methoden. Sie laufen schließlich alle darauf hinaus, unter Berücksichtigung der Ergebnisse aller übrigen Disziplinen sich im gegebenen Falle darüber klar zu werden, was Vererbung und was Anpassung ist, oder anders ausgedrückt, Homologien und Analogien streng auseinander zu halten.

So lakonisch auch die gegebenen Andeutungen sein mögen, so dürften sie dennoch genügen, um zu zeigen, wie groß die Schwierigkeiten sind, die sich dem Ausbau einer phylogenetischen Pflanzenhistologie entgegenstellen. Gerade dieser Umstand hat es mir als oberste Pflicht auferlegt, mit einem eng begrenzten, dabei aber adaptiv sehr wandlungsfähigen und phyletisch brauchbaren Gewebesystem den Anfang zu machen und in den Rahmen der phylogenetischen Betrachtung desselben alles dasjenige hineinzutragen, was methodisch unerläßlich ist. Als geeignetste anatomische Organeinheit habe ich den Spaltöffnungsapparat gewählt, als einen physiologisch-anatomisch hochorganisierten Organkomplex, der einerseits bei seiner weitgehenden Abhängigkeit von den äußeren Lebensbedingungen und der Wichtigkeit seiner Funktion hochgradig umbildungsfähig ist, andererseits mir gerade seiner Komplikation entsprechend für die erbliche Fixierung eines einmal erworbenen Endstadiums günstig erschien. Ich hoffe gezeigt zu haben, daß trotz der weitgehenden adaptiven Plastizität desselben in dessen feineren histologischen Merkmalen die Vergangenheit auch dann noch nachklingt, wenn dieselbe mit der jeweiligen Gegenwart auch nicht im idealsten Einklange steht. Die eine Hauptaufgabe bestand also dem Gesagten zufolge in der möglichst ausgiebigen Verwertung der histologischen Charaktere des Spaltöffnungsapparates unter dem Gesichtswinkel der phylogenetischen Betrachtung.

Die eben charakterisierte Behandlung des Themas lieferte gleichzeitig einige allgemeine phylogenetische Ergebnisse, auf deren Hervorhebung und histologische Begründung es mir im vorliegenden Buche nicht minder ankam. Von diesen seien die folgenden kurz genannt:

1. Der Versuch des Nachweises der wenn auch in beschränkterem Umfange als im Tierreiche aktuellen, aber immerhin deutlichen Wirkungsweise des biogenetischen Grundgesetzes im Pflanzenreiche auf histologischer Grundlage (III. Abschn.).

2. Die Bestätigung der neuerdings namentlich von v. Wettstein mit besonderem Nachdrucke betonten, für die Artbildung hochwichtigen Umprägung von Anpassungsmerkmalen in Organisationsmerkmale,

gezeigt an der phylogenetischen Entwicklung des *Gymnospermen*typus (I. Abschn. p. 14—15 und IV. Abschn.).

3. Der Versuch einer histologischen Begründung der bedeutsamen von v. Wettstein gegebenen Kausalerklärung des Generationswechsels der Cormophyten, der sich dieser Erklärung zufolge als das Ergebnis eines für die Gesamtkonfiguration des Pflanzenreiches sehr folgenschweren historischen Anpassungsvorganges darstellt. Letzterer Versuch lieferte gleichzeitig einige wichtige Bausteine für eine Phylogenie des Spaltöffnungsapparates überhaupt.

Bezüglich einiger weiteren spezielleren Ergebnisse wie jene über die Spaltöffnungen der *Juncaceen* (p. 26 ff.), die phylogenetische Erklärung der Phyllodienbildung von *Acacia* (p. 113 ff.) usw. sei auf das Inhaltsverzeichnis verwiesen.

Die genannten allgemeinen Egebnisse bildeten auch meine Hauptentschädigung für die Mühen und Schwierigkeiten der Gesamtuntersuchung. Gerade angesichts dieser Schwierigkeiten bedarf der vorliegende Versuch eines jüngeren Forschers, an dieselben heranzutreten, einer kurzen Rechtfertigung. Diese letztere mag — um auch hier bei der phylogenetischen Methode zu bleiben — in dem dankbaren Hinweise auf meine methodische Vergangenheit bestehen, welcher der Hauptanteil an den eventuell vorliegenden Ergebnissen zufällt. Als Schüler und Assistent der phylogenetischen Schule meines hochverehrten Lehrers und Chefs Prof. v. Wettsteins war und bin ich in der glücklichen Lage, den Geist der phylogenetischen Forschungsrichtung, welche den roten Faden des vorliegenden Buches bildet, aus berufenster Quelle zu schöpfen. Im Hinblick darauf sowie als Schuldner für die weitgehendste sonstige Unterstützung bei der methodischen Ausarbeitung der Hauptpunkte sei es mir erlaubt, diesen phylogenetischen Versuch Herrn Prof. v. Wettstein zu widmen. Als ehemaligem Assistenten Haberlandts war es mir vergönnt, in die Methodik der von ihm so glänzend inaugurierten physiologischen Pflanzenanatomie gründlichen Einblick zu nehmen, die für den vorliegenden Versuch eine der unentbehrlichsten Hilfswissenschaften darstellt. Beiden Meistern ihrer Disziplinen sei hiemit nochmals aufrichtigst und ergebenst gedankt und ihr Anteil bei der Kritik des Buches entsprechend gewürdigt.

Schließlich verbindet mich noch eine weitere Dankespflicht dem Herrn Verleger, der keine Kosten gescheut hat, das Buch sowohl typographisch als illustrativ den Traditionen seines rühmlichst bekannten Verlages entsprechend geradezu glänzend auszustatten.

Möge das Buch dazu beitragen, die meines Erachtens noch immer

nicht genügend gewürdigte hervorragende Bedeutung der Vergangenheit des Pflanzenorganismus für dessen Bau der Gegenwart in immer weitere Fachkreise zu tragen und der phylogenetischen Methode zum Siege zu verhelfen, der die Schwesterwissenschaft der Zoologie so viele ihrer glänzendsten Ergebnisse verdankt!

Wien, im August 1905.

Botanisches Institut der k. k. Universität.
Dr. Otto Porsch.

Inhaltsübersicht.

Zweiter Abschnitt.

Spaltöffnungsapparat und Vererbung.

Dritter Abschnitt.

Spaltöffnungsapparat und biogenetisches Grundgesetz.

Vierter Abschnitt.

Spaltöffnungsapparat und Generationswechsel.

Zusätze und Verbesserungen.

Auf S. 8, 15. Zeile von unten lies Sciadopitys statt Sciadopilys.
Auf S. 93, 29. Zeile von oben lies Hakea saligna statt H. suaveolens.
Auf S. 121, 2. Absatz lies **reduziertes** Blatt statt **rudimentäres** Blatt.

Auf S. 66 Fußnote 2 machte ich die Angabe, daß ich bezüglich des Vorkommens von Spaltöffnungen bei *Lathraea* in den bekannten, mir zugänglichen Untersuchungen Heinrichers keine diesbezügliche Angabe finden konnte. Die Akademiearbeit Heinrichers („Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*" Sitzungsber. d. Wiener Akad. CI 1892) lag mir damals leider nicht vor und erwartete ich aus dem Titel derselben keine diesbezügliche Angabe. Herr Professor Heinricher war während meines Aufenthaltes in Meran gelegentlich der heurigen daselbst tagenden Naturforscherversammlung so liebenswürdig, mir mitzuteilen, daß gerade in dieser Arbeit seine einschlägigen Untersuchungen niedergelegt sind, und ich benutze daher diesen Ort, um hier über die wichtigsten, diesbezüglichen Ergebnisse Heinrichers kurz zu referieren.

Heinricher fand Spaltöffnungen bei *Lathraea squamaria* und *L. clandestina* an den Rhizomen und unterirdischen Schuppenblättern, bei ersterer überdies an den häutigen Deckschuppen der Blüten, an den Kelchblättern und an der Außenwand der Carpiden. Während sie an den Rhizomen in der Regel weit offen sind, weisen sie bei *Lathraea squamaria* an den oberirdischen Organen die verschiedensten Rückbildungserscheinungen auf. Die am Rhizom auftretenden Spaltöffnungen sind nach Heinricher keineswegs funktionslos, sondern ihre wesentlichste Aufgabe besteht darin, eine offene Verbindung der Zellzwischenräume im Innern von Stamm und Blatt mit der Außenwelt zu schaffen (l. c. p. 460).

Ich kann dieser Auffassung Heinrichers nur vollauf beipflichten, dagegen kann ich die an den oberirdischen Organen auftretenden Stomata nur für überflüssige Erbstücke halten. Übrigens steht auch Heinricher diesbezüglich auf demselben Standpunkt, da er von ihnen sagt, sie seien „überflüssig geworden" (l. c. p. 464). Wir haben hier einen ähnlichen Fall vor uns wie bei *Epipogon aphyllus* (vgl. p. 77). Auf eine Darstellung der einzelnen Rückbildungserscheinungen kann ich hier verzichten, da sie sich mit den für *Orobanche* geschilderten Verhältnissen im wesentlichen decken (vgl. p. 63—65). Hier sei nur noch hervorgehoben, daß Heinricher auch mehrzellige Stomata fand, ein Verhalten, das sich mit dem von Pirotta und Longo für *Cynomorium* nachgewiesenen Befund deckt (vgl. p. 69—70).

I. Abschnitt.

Der Spaltöffnungsapparat als phyletisches Merkmal.

„So fördert die vergleichende Betrachtung der Gewebe und lokalen Apparate mannigfache und wirkliche Verwandtschaftsbeziehungen zutage, welche bald nur kleine, bald gröfsere Formenkreise umfassen; sie lehrt uns aber auch, dafs jedes Gewebesystem und jeder Apparat seine eigene Geschichte hat, deren Wendepunkte in der Reihe der Generationen mit denjenigen anderer Entwicklungsvorgänge meist nicht zusammenfallen."

Schwendener, Spaltöffnungen der Gramineen in Cyperaceen S.-A. p. 14 (78).

Seit der Einbürgerung der anatomischen Methode[1]) als Hilfswissenschaft der phylogenetischen Systematik wurden die verschiedenen Gewebesysteme der Pflanzen einer genauen vergleichenden Untersuchung unterzogen, welche nicht nur eine reiche Fülle neuer Detailtatsachen zutage förderte, die geeignet waren, die systematischen Einheiten höherer und niederer Ordnung genauer zu präzisieren, gegeneinander abzugrenzen und in ihren gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen klarzustellen, sondern auch die Wertigkeit der auf diesem Wege gewonnenen anatomischen Merkmale abzuwägen. Dieses letztere Ergebnis der Methode findet seinen klarsten Ausdruck in der scharfen Gegenüberstellung der Organisationsmerkmale, phyletischen oder taxonomischen Merkmale, welche bei relativ großer Konstanz keine direkten Beziehungen zu aktuellen äußeren Faktoren erkennen lassen, den Anpassungs- oder epharmonischen Merkmalen gegenüber, welche die nachweisbare

[1]) Radlkofer, Über die Methoden in der botanischen Systematik, insbesondere die anatomische Methode. Festrede München 1883; Solereder, Systematische Anatomie des Dicotylen 1899; v. Wettstein, Über die Verwertung anatomischer Merkmale zur Erkennung hybrider Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akademie XCVI. 1887.

Folge der Anpassung an bestimmte aktuell wirkende Lebensverhältnisse sind.[1])

Als einen der wichtigsten phyletischen Charaktere[2]) hat man auch den Spaltöffnungsapparat einer mehr oder weniger eingehenden Untersuchung seiner Variationsweite in den einzelnen Familien und Gattungen unterzogen und ist dabei zur Aufstellung einer Reihe von Typen gelangt, welche auf ontogenetischer Basis aufgebaut, zur Charakterisierung gewisser Verwandtschaftsreihen geeignet sein sollen. Diese schon von Prantl[3]) unterschiedenen, später von Vesque mit besonderen Namen versehenen Typen haben als Haupteinteilungsgrund die zeitliche Aufeinanderfolge des Auftretens der Nebenzellen und Mutterzellen des Apparates. Außerdem kommen die Teilungsrichtung der vorbereitenden Teilungswände sowie Zahl und Lage der Nebenzellen in Betracht. Nach diesen Prinzipien wurden ein *Ranunculaceentypus*, echter und falscher *Rubiaceentypus*, echter und falscher *Caryophyllaceentypus* und *Cruciferentypus* aufgestellt. Ein Überblick über die Verteilung dieser Typen zeigte jedoch bald, daß denselben keineswegs immer die phyletische Bedeutung zukommt, welche in der Bezeichnung derselben ihren Ausdruck findet, da sie oft bloß für Gattungen, Artgruppen oder die Art charakteristisch sind, ja bisweilen sogar auf demselben Flächenschnitte verschiedene Typen nebeneinander vorkommen *(Selagineae, Verbenaceae, Labiatae* usw.), außerdem selbst eine Mischung zweier Typen an ein und demselben Apparate *(Silvianthus, Caprifoliaceae)* nicht ausgeschlossen ist. Dies darf um so weniger wundernehmen, als die Zahl der möglichen Kombinationen der als Einteilungsgrund angezogenen Elemente unverhältnismäßig geringer als die der zahlreichen bekannten Pflanzenfamilien ist. Der Hauptgrund, warum auf diesem Wege eine klare Erkenntnis der wirklich phyletischen Typen nicht zu erzielen ist, liegt jedoch darin, daß bei einseitiger Berücksichtigung der Oberflächenansicht sehr häufig gerade die entscheidendsten Charaktermerkmale des Apparates verborgen bleiben, da bekanntlich Apparate von sehr ver-

---

[1]) Vgl. v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik I. 1902 p. 33; Der Neo-Lamarckismus 1902 p. 16; Vesque, L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. Ann. d. sc. natur. sér. VI. T. XIII 1882 p. 1 ff.; Contributions à l'histologie systématique de la feuille des Caryophyllacées, daselbst, sér. VI. T. XV. 1883 p. 105 ff.; De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux, Bull. d. l. soc. botan. d. France XXXVI 1889 p. XLI ff., Bot. Centralbl. 1890 I. p. 344 ff. Weitere Literatur bei Solereder l. c. Einleitung.

[2]) Solereder führt ihn (l. c. p. 7) direkt an erster Stelle an.

[3]) Prantl, Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen, Flora 1872 p. 303 ff.

schiedenem histologischen Bau und mithin sehr verschiedener physiologischer und phyletischer Wertigkeit in der Oberflächenansicht sich fast vollständig oder vollständig decken. Erste Grundbedingung für eine objektive Beurteilung der phyletischen ebenso wie der physiologischen Wertigkeit des Spaltöffnungsapparates bleibt unbedingt die Kenntnis des feineren histologischen Baues und seiner Variationsweite, gestützt auf die Untersuchung eines möglichst reichhaltigen Materiales einer verwandtschaftlich zusammengehörigen Gruppe. Dieselbe ist in unserem Falle um so unerläßlicher, als wir es gerade in diesem Apparate mit einem Organkomplexe zu tun haben, der im Einklange mit der wichtigen Rolle, welche er im physiologischen Haushalt der Pflanze zu spielen hat, eine weitgehende Anpassungsfähigkeit an äußere Faktoren zeigt. Diese hochgradige adaptive Plastizität des Apparates wird andererseits durch die Eigenschaft desselben, einmal erworbene Charaktere mit großer Zähigkeit erblich festzuhalten, in nicht unbeträchtlichem Maße eingeschränkt. Die Begründung dieser Erscheinung mag aus folgender Überlegung hervorgehen. Für das Zustandekommen eines prompt funktionierenden Spaltöffnungsapparates sind eben nicht bloß zwei in ihrem gesamten histologischen, mikrochemischen und physiologischen Verhalten sowie in ihrem Zellinhalte von den übrigen Epidermiszellen abweichende, durch einen Intercellularraum voneinander getrennte Epidermiszellen erforderlich, denen sich häufig noch ebenfalls bestimmt modifizierte Nachbarzellen beigesellen, sondern es muß überdies die Kommunikation der umgebenden Luft mit dem inneren Durchlüftungssystem der Pflanze im Anschlusse an den Apparat hergestellt sein. Diese letztere steht wieder in Abhängigkeit von den Hauptstätten der Assimilationstätigkeit, welche bei dem Kompromisse, der sich sozusagen zwischen dem Assimilationssysteme und dem mechanischen Systeme als Ergebnis des Kampfes um die periphere Lage herausstellt, eine ganz bestimmte Orientierung zeigen.[1])

Daß ein derartiger vielseitig komplizierter Apparat auch ontogenetisch frühzeitig induziert werden muß, liegt auf der Hand. Die älteren und neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über denselben haben auch nicht nur dessen frühzeitige Anlage, sondern auch die Komplikation der hierbei mitspielenden Vorgänge bestätigt.[2])

Ein das innere Formbildungsvermögen der Pflanze in so hohem Maße beanspruchender Organkomplex kann begreiflicherweise nicht

[1]) Eine im Detail ausführlichere Darstellung dieses Gedankenganges gibt Abschn. II.

[2]) Vgl. die zu Beginn des zweiten Abschnittes zitierte einschlägige Literatur.

mit einem Schlage in Erscheinung treten, sondern erst in langer Anpassungsgeschichte allmählich erworben werden und wird dieser seiner Vorgeschichte entsprechend weder in der Quantität noch in der Qualität der ihn konstituierenden Merkmale leicht preisgegeben werden. Da nun weiteres sowohl für die Qualität als für die Quantität der Anpassung an äußere Faktoren gerade die systematische Stellung der Pflanze in hohem Maße bestimmend ist, welche den Grad und die Richtung der Umbildungsfähigkeit derselben beherrscht, werden die fertigen Anpassungsprodukte einer verwandtschaftlich zusammengehörigen Formengruppe in ihrem feineren Baue gewisse gemeinsame Züge aufweisen, welche trotz der Verschiedenheit der äußeren, für diese Gruppe ausschlaggebenden Faktoren sich immer wieder aufdrängen und sich gerade dadurch als echte phyletische Charaktere dokumentieren.

Zur schärferen Präzisierung und Vertiefung des Begriffes phyletisches und Anpassungsmerkmal muß betont werden, daß sich gegenwärtig immer mehr die Überzeugung Bahn bricht, daß auch die phyletischen Merkmale ihrer phylogenetischen Entwicklung nach wahrscheinlich aus Anpassungsmerkmalen hervorgegangen sein dürften. Dieser neuerdings in erster Linie von v. Wettstein mit besonderem Nachdrucke hervorgehobene und begründete Gesichtspunkt hat sich nicht bloß bei der Betrachtung grob morphologischer Charaktere als äußerst fruchtbar erwiesen; verdanken wir doch gerade dieser Auffassung eine wesentliche Vertiefung in der Erkenntnis des großen Erscheinungskomplexes des Generationswechsels, welcher sich vom Standpunkte dieser neuen Einsicht aus als das notwendige Ergebnis einer großen historischen Anpassung darstellt.[1])

Soll diese Erkenntnis in die Definition einbezogen werden, so wären als phyletische Merkmale jene zu definieren, welche als Ergebnis einer **historischen Anpassung** durch erbliche Fixierung Konstitutionsmerkmale geworden sind, als Anpassungsmerkmale hingegen jene, deren Entstehungsursache nachweisbar **aktuelle Anpassung** gewesen ist, wenn auch der letztere Begriff in zeitlicher Beziehung selbstverständlich im weiteren Sinne zu fassen ist. Die Gültigkeit dieses für die Lösung des großen Problems der Artentstehung so bedeutungsvollen Gedankens für einen histologischen Spezialfall nachzuweisen, ist, wie bereits im Vorworte erwähnt, einer der Hauptzwecke dieses Buches.[2])

---

[1]) Vgl. die klassische Darstellung desselben in v. Wettsteins Handbuch der systematischen Botanik II. Bd. 1. T. 1903 p. 13—16. I. Bd. p. 37—38.

[2]) Vgl. Abschnitt IV. das über die Entstehung des Gymnospermentypus Gesagte.

Zur Darlegung der eben geäußerten Gesichtspunkte möchte ich im folgenden an die Besprechung einiger Spaltöffnungstypen gehen, welche nicht nur klassische Muster echter phyletischer Typen darstellen, sondern gleichzeitig zeigen, wie wertvoll sich gerade dieser Apparat bei umfassendem Studium seines histologischen Baues und seiner Variationsweite als phyletisches Merkmal erweist. Es sind dies vor allem der Gymnospermen-, der Gramineen- und der Muscineentypus. Gerade diese Typen sind am besten geeignet, die Wichtigkeit des genauen histologischen Befundes darzutun; denn trotz der Hochflut der sonstigen physiologisch-biologischen und entwicklungsgeschichtlichen Literatur über unseren Apparat gehören sie zu den wenigen Typen, welche für den Bereich einer verwandtschaftlich zusammengehörigen Gruppe auch einer umfassenden genaueren histologischen Untersuchung unterzogen worden sind, wie aus der unten zitierten Literatur und den folgenden Tabellen I—III ersichtlich ist.

Der Gymnospermentypus.[1])

Der Spaltöffnungsapparat der Gymnospermen, welcher sämtlichen Vertretern dieses Verwandtschaftskreises[2]) ohne Rücksicht auf die jeweilige habituelle Ausbildung ihrer Blätter oder der dieselben physiologisch vertretenden Assimilationsorgane ausnahmslos zukommt, ist durch folgende Merkmale charakterisiert.[3])

---

[1]) Wichtigste Literatur: Hildebrand, Der Bau der Koniferenspaltöffnungen usw. Bot. Zeit. 1860, Kraus, Über den Bau der Cycadeenfiedern, Pringsh. Jahrb. IV 1866; Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubblätter; daselbst Strasburger, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen, Pringsh. Jahrb. V 1866—67; Bertrand, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères, Ann. d. sc. natur. sér. V, XX 1874; Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates, Linnaea N. F. IX 43 Bd., 1880—1882; Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen, Monatsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin 1881, Tschirch, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Spaltöffnungsapparates, Verh. d. botan. Ver. d. Prov. Brandenburg 1881 p. 116—119; Wilhelm, Über eine Eigentümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen, Ber. d. deutsch. bot. Ges. I 1883; Lemaire, De la lignification de quelques membranes épidermiques, Ann. d. sc. natur. Bot. XV 1883 p. 297—302; Mahlert, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates, Bot. Zentralbl. 1885 II p. 54; Klemm, Über den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen, Pringsh. Jahrb. XVII 1886; v. Wettstein, Über die Verwertung anatomischer Merkmale zur Erkenntnis hybrider Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akademie XCVI 1887; Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes I 1889; Nestler, Ein Beitrag zur Anatomie der Cycadeenfiedern, Pringsh.

Die Schließzellen sind in der Mitte flach und breit, an den Polen mehr oder weniger emporgezogen. Sie legen sich mit senkrecht zur Blattfläche gelegenen geraden Flächen aneinander und erscheinen im medianen Längsschnitt an den Polen abgerundet (vgl. Mahlert l. c. fig. 1—2). Besonders charakteristisch ist der Querschnitt. Im medianen Querschnitte haben die Schließzellen die Gestalt einer Ellipse, deren Längsachse ungefähr um 45° gegen die Blattoberfläche geneigt ist (vgl. Taf. I fig. 5 *Ginkgo*, 6 *Podocarpus* 7 *Dioon*). Die Rückenwände sind in der Regel viel stärker verdickt als die zarteren Bauchwände (Taf. I fig. 2, 6 und 7) und gewöhnlich beide (Taf. I fig. 2, 6, 7) selten bloß die ersteren (Taf. I fig. 5, *Ginkgo*) durch den Besitz einer Holzlamelle ausgezeichnet, welche an der Übergangsstelle in den unverholzten Teil der bezüglichen Membran abgerundet erscheint (vgl. die zitierte Abb.); nur bei *Pinus* ist in der Rückenwand der Übergang der Holzlamelle in die unverletzte Partie schroff, fast geradlinig abgegrenzt (vgl. Mahlert l. c. fig. 8b).

Der Porus zeigt meist keine Gliederung in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof, sondern ist sehr niedrig in verschiedener Höhe ziemlich gleich weit, seltener in der Mitte schwach erweitert (Taf. I fig. 2 *Bowenia*). Unterhalb der Berührungsstelle der Schließzellen fällt die Bauchwand gegen die Athemhöhle zu seitlich steil ab. (Über die seltene Andeutung einer Hinterhofleiste vgl. Abschn. IV.) Im polaren

---

Jahrb. XXVII 1895 p. 341; Wulff, Studien über verstopfte Spaltöffnungen, Österr. bot. Zeitschr. 1898; Copeland, Mechanism of Stomata, Ann. of Bot. XVI 1902; Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas 1904—05; Bernard, Le bois centripète dans les feuilles de Conifères, Beih. z. Botan. Zentralbl. XVII. 1904; Reinhardt, Die Membranfalten in den Pinusnadeln, Bot. Zeit. 1905.

[2]) Bezüglich der Modifikation dieses Typus bei den Casuarinaceen vgl. das gegen Ende dieses Abschnittes darüber Gesagte.

[3]) Der Gymnospermentypus in der vorliegenden Fassung stellt nicht bloß eine phylogenetische, sondern auch eine histologische Einheit dar. Nur ein nach diesen beiden Richtungen hin einheitlicher Typus darf als ein phyletischer in Anspruch genommen werden. Ich betone dies hier deshalb, weil Tschirch (l. c. 1881 p. 118) den Spaltöffnungsapparat der Gymnospermen und Pteridophyten als „Archegonialentypus" zusammenfaßt und dem „Angiospermentypus" gegenüberstellt, der alle Angiospermen umfaßt. Daß beide Typen die phylogenetisch heterogensten Elemente in sich schließen und daher keineswegs als phyletischer Typus im modernen Sinne gelten können, bedarf um so weniger einer Auseinandersetzung, als sich Tschirch weder auf eine genauere histologische noch systematische Analyse desselben eingelassen hat. Andererseits hat sich gerade Tschirch das große Verdienst erworben, als erster darauf hingewiesen zu haben, daß die Gymnospermen im Bau ihrer Spaltöffnungen den Gefäßkryptogamen näherstehen als den höheren Pflanzen. Wie dies im speziellen aufzufassen ist, ergibt sich aus Abschnitt IV.

Querschnitte zeigt die einzelne Schließzelle die Form eines rechtwinkligen Dreiecks, also beide zusammen die eines gleichseitigen bis gleichschenkligen Dreiecks, dessen Höhe der gemeinsamen Berührungsfläche beider Schließzellen entspricht. Die senkrecht zur Höhe stehende Grundlinie des Dreiecks, welche aus der Vereinigung der beiden inneren der Atemhöhle zugekehrten Membrananteilen der Schließzellen besteht, ist schwach gekrümmt, (Taf. I fig. 3). Mit Ausnahme der unteren Partie der Seitenwände an ihrer Übergangsstelle in die Membran der Nebenzellen sind die Schließzellmembranen bei dieser Schnittführung gänzlich verholzt. Bloß bei *Gnetum* sind die beiden die Grundlinie des Dreiecks bildenden Innenwände nach Mahlert (l. c. fig. 19b) unverholzt.[1]) In sämtlichen untersuchten Fällen sind die Schließzellen zur Sicherung der Beweglichkeit durch den Besitz eines äußeren Hautgelenkes ausgezeichnet.

Bezüglich der Verbreitung des Typus wurde bereits oben hervorgehoben, daß derselbe für sämtliche Blattorgane der Gymnospermen ohne Rücksicht auf ihre habituelle Ausbildung ausnahmslos charakteristisch ist. Auch die Phyllocladien von Phyllocladus zeigen denselben Typus. Außerdem tritt er etwas modifiziert bloß bei der mit den Gymnospermen sehr deutliche Verwandschaftsbeziehungen zeigenden Familie der Casuarinaceen auf. Bezüglich des Details vgl. das weiter unten in diesem Abschnitte Gesagte. Zur genauen Einsicht in die spezielle Verbreitung und Variationsweite desselben dient die folgendd Tabelle I, welche eine systematische Zusammenstellung der brauchbaren Abbildungen unseres Typus aus der wichtigeren einschlägigen Literatur enthält. Der Einfachheit halber sind in derselben bloß die Autoren angeführt, die Titel der bez. Publikationen enthält Fußnote [1]).

Tabelle I.

Verbreitung des Gymnospermentypus.

I. Klasse. Cycadinae. [2])

1. Familie. *Cycadaceae.*

Cycas glauca	Nestler t. XI fig. 1.
,, revoluta	Kraus t. XIX fig. 5—6, Strasburger fig. 143. Mahlert t. I fig. 20. Schacht, Lehrbuch II. Aufl. 1856 I t. IV fig. 5.

2. Familie. *Zamiaceae.*

Bowenia spectabilis	Nestler t. XIII fig. 19—21; t. I fig. 1—4.
Dioon edule Lindl.	Tschirch fig. 16, Kraus t. XXII fig. 23, Mahlert t. I fig. 22; t. I fig. 7.

[1]) Vgl. diesbezüglich p. 15.

[2] Systematische Anordnung nach v. Wettsteins Handbuch II. 1. p. 120ff.

Encephalartos Altensteinii Kraus t. XX fig. 15 (ungenau).
,, horridus Mahlert t. I fig. 23.
Macrozamia cylindrica Schwendener fig. 13.
Zamia Fischeri Miqu. Kraus t. XXII fig. 27.
Ceratozamia robusta Mahlert t. I fig. 21.

II. Klasse. Bennettitinae }
III. Klasse. Cordaitinae } Nur fossil bekannt.
IV. Klasse. Ginkgoinae.

Einzige Familie. *Ginkgoaceae.*

Ginkgo biloba. Strasburger fig. 141—142, Bertrand pl. IV fig. 12, Mahlert t. I fig. 16; t. I Fig. 5.

V. Klasse. Coniferae.

1. Familie. *Taxaceae.*

Cephalotaxus pedunculata Bertrand pl. V fig. 29.
,, tardina Hildebrand t. IV fig. 12—13.
Torreya nucifera Hildebrand t. IV fig. 10., Bertrand pl. IV fig. 24. Bernard t. III fig. 6.
Taxus Mahlert t. I fig. 6.
,, montana Bertrand pl. IV fig. 17. (Ungenau.)
Phyllocladus asplenifolia Bertrand pl. IV fig. 18. (Ungenau.)
,, trichomanoides Hildebrand t. IV fig. 4—5.
Podocarpus elatum Bertrand pl. IV fig. 21. (Ungenau.)
,, neriifolia t. I fig. 6.
Saxe-Gothea Mahlert t. I fig. 13.

2. Familie. *Pinaceae.*

Agathis australis Salisb. (Dammara australis Lamb.) Hildebrand t. IV fig. 14—16. Bernard t. III fig. 5.
,, robusta Salisb. (Dammara robusta Moor.) Mahlert t. I fig. 14.
Araucaria brasiliana A. Rich. (= A. brasiliensis Lom.) Tschirch fig. 6.
,, imbricata Pav. Hildebrand t. IV fig. 1, Strasburger fig. 145.
Arthrotaxis laxifolia Mahlert t. I fig. 15.
Sciadopilys verticillata S. et Z. Bertrand pl. X fig. 10—11 (sehr ungenau).
Abies Mahlert t. I fig. 10.
,, balsamea Hildebrand t. IV fig. 2.
,, pectinata Wilhelm fig. 4.
Tsuga canadensis Copeland fig. 24—27.
Picea Mahlert fig. 9 und 31. P. excelsa Kirchner usw. p. 132 fig. 54.
Larix europaea Hempel und Wilhelm I 1889 p. 5 fig. 1.
,, Ledebouri Hildebrand t. IV fig. 7.
Cedrus Mahlert fig. 12.
Pinus Mahlert fig. 8.
,, Bungeana Mahlert fig. 30.
,, Coulteri Hildebrand t. IV fig. 3.
,, insignis ,, t. IV fig. 17—18.
,, Laricio Schwendener fig. 12, Mahlert fig. 28
,, longifolia Reinhardt p. 45 fig. 8.

Pinus montana Mahlert fig. 26.
,, Picea Mahlert fig. 31.
,, Pinea Bertrand pl. VII fig. 17.
,, Pinaster Hildebrand t. IV fig. 8 und De Bary p. 37 fig. 11.
,, silvestris Mahlert fig. 27. Kirchner usw. p. 188 fig. 96.
,, Thunbergii ,, fig. 29.
,, uncinata Hildebrand t. IV fig. 9.

3. Familie. *Cupressaceae.*

Thuja gigantea Mahlert fig. 11., Klemm t. XXIX fig. 10.
,, occidentalis Klemm t. XXXI fig. 30.
,, orientalis L. (= Biota orientalis Endl.) Klemm t. XXVIII fig. 9.
,, plicata Hildebrand t. IV fig. 11.
Thujopsis dolabrata Klemm t. XXXI fig. 32. (t. XXIX fig. 11.)
Callitris Preissii Tschirch fig. 10.
,, quadrivalvis Klemm t. XXVIII fig. 8.
,, rhomboidea R. Br. (= Frenela rhomboidea) Klemm t. XXVIII fig. 7.
Actinostrobus pyramidalis Hildebrand t. IV fig. 6.
Fitzroya patagonica Klemm t. XXVIII fig. 5 a.
Juniperus communis Klemm t. XXIX fig. 12
,, macrocarpa Klemm t. XXXI fig. 31.

VI. Klasse. Gnetinae.

1. Familie. *Ephedraceae.*

Ephedra altissima Bertrand pl. III fig. 2. (Ungenau!)
,, (humilis Bertrand pl. III fig. 4. Oberflächenansicht.)
,, andina Mahlert fig. 17.
,, distachya Stapf, Arten d. Gatt. Ephedra.
,, monostachya Wulff t. VIII fig. 1. t. V fig. 11.

2. Familie. *Gnetaceae.*

Gnetum Mahlert fig. 19.
,, Gnemon Bertrand pl. II fig. 7; t. I fig. 11—12.
,, urens Bertrand pl. II fig. 11.

3. Familie. *Tumboaceae.*

Tumboa Bainesii. (Welwitschia mirabilis.)
Mahlert fig. 18, Solms-Laubach Bot. Zeit. 1871 t. VI fig. 20 (Hooker, On Welwitschia etc. Transact. Lim. soc. Lond. XXIV 1863 pl. XIV. fig. 10—13, Bertrand pl. I fig. 15—16 ungenau).

An der Hand der in obiger Tabelle verzeichneten Abbildungen der Untersuchungen der früher zitierten Literatur sowie eigener Untersuchungsergebnisse soll nun in Kürze die Variationsweite des Typus innerhalb des Verwandtschaftskreises besprochen werden, da gerade die Konstanz derselben in der Variation seine erbliche Fixierung als phyletisches Merkmal am glänzendsten bestätigt.

Ein vergleichender Überblick über die Variationsweite ergibt, daß die die einzelnen Gattungen beziehungsweise Arten charakterisierenden

Unterschiede außer der Erstreckung und Dicke der Holzlamellen,[1]) sowie ihrer Abgrenzung gegen die unverholzte Partie der Membran [2]) bloß den Grad der Einsenkung des Apparates,[3]) die Form der äußeren Atemhöhle,[4]) die Zahl der an der Einsenkung sich beteiligenden Nebenzellschichten [5]) sowie deren Form [6]) betreffen. Das Querschnittsbild der Schließzellen selbst bleibt sowohl in der Median- wie in der Polansicht in seinen oben charakterisierten Hauptmerkmalen stets dasselbe.

Zur Illustration der vollständigen Unabhängigkeit des Typus von der jeweiligen habituellen Ausbildung der Assimilationsorgane habe ich auf Tafel I. die Spaltöffnungsapparate einiger gerade in letzterer Hinsicht extrem abweichenden Blattypen nebeneinander gestellt, vertreten durch die Gattungen *Bowenia* (fig. 1—4), *Ginkgo* (fig. 5), *Dioon* (fig. 7) und *Gnetum* (fig. 11—12). *Bowenia spectabilis* besitzt ein doppelt gefiedertes, *Ginkgo* ein einfaches fächerförmig verbreitertes Blatt, *Dioon* hingegen starre, dicke, ledrige Fiedern mit mächtig entwickeltem mechanischem Gewebe der als Konstitutionsmerkmal überkommenen Fiederblätter; die Gattung *Gnetum* zeigt schließlich Blätter von dem normalen Habitus jener der meisten Dicotylen. Sowohl im medianen wie im polaren Querschnitte zeigen die Schließzellen aller dieser habituell so grundverschiedenen Blätter alle für den Gymnospermentypus charakteristischen Hauptmerkmale.

Ein Vergleich dieser Abbildungen ist aber noch nach einer anderen Richtung hin besonders lehrreich. Er zeigt uns nämlich, wie weit die Vertreter des Verwandtschaftskreises in Anpassung an die äußeren Faktoren in der Umbildung des erblich fixierten Typus gehen können, um zu ihrem Ziele zu gelangen, ohne dessen Grenzen zu überschreiten.

---

[1]) Vgl. Mahlert, fig. 19 Gnetum, Ginkgo fig. 16; t. I fig. 5, Mahlert Arthrotaxis fig. 15 und Cycas fig. 20 einerseits und Ginkgo und Ceratozamia Mahlert fig. 21 andererseits.

[2]) Vgl. die oben zitierten Abbildungen mit Fig. 8 (Pinus) bei Mahlert l. c.

[3]) Besonders charakteristisch ist in dieser Beziehung das verschiedene Verhalten der einzelnen daraufhin untersuchten Pinusarten. Vgl. Mahlert t. II fig. 26—30.

[4]) Vgl. Ephedra Mahlert mit den eben zitierten Abbildungen von Pinus und Dioon t. I fig. 7 des vorliegenden Buches.

[5]) Unterschied von Dioon und Ceratozamia den meisten übrigen Gattungen gegenüber.

[6]) Vgl. Taf. I fig. 5 Gingko mit fig. 2 Bowenia. Ein Extrem nach dieser Richtung stellt Torreya nucifera dar. Hier teilen sich am Querschnitte je zwei nebeneinanderliegende Spaltöffnungen in den Besitz einer Nebenzelle, welche auffallend trichomartig verlängert ist, die Schließzellen 5 mal und darüber an Höhe übertrifft und in der Außenwand eine Einsenkung zeigt. (Vgl. Hildebrand l. c. t. IV fig. 10, Bertrand pl. V fig. 24, und Bernard l. c. t. III fig. 6).

Die einem im allgemeinen gemäßigten Klima angehörige Gattung *Ginkgo* ist charakterisiert durch Schließzellen, welche im medianen Querschnitt ein großes Lumen aufweisen, was damit zusammenhängt, daß Rücken- und Bauchwände nahezu gleich dick sind (Taf. I. fig. 5) im Gegensatze zu dem sonst bedeutenden Dickenunterschiede bei den meisten anderen Gymnospermengattungen (vgl. Taf. I fig. 2 *Bowenia* und 7 *Dioon*). Überdies ist hier im medianen Querschnitt bloß die Rückwand durch den Besitz einer Holzlamelle ausgezeichnet, welche bei fast allen übrigen Gattungen auch der Bauchwand zukommt (vgl. Taf. I fig. 2, 6, 7). Auch in der Polansicht steht die Entwicklung der Holzlamelle an Ausdehnung denen der übrigen Gattungen merklich nach (vgl. Mahlert l. c. fig. 16 mit fig. 23 usw.). Diese Merkmale bedingen eine größere Beweglichkeit bei gesteigertem Turgor. Die Einsenkung des Apparates wird in ihrer Wirkung erhöht durch die für diese Gattung charakteristische starke papillöse Vorwölbung der Außenwände der unmittelbar angrenzenden Nebenzellen, wodurch bei nahezu gleicher Höhe der Schließzellen im Verhältnis zu den Nebenzellen eine tiefere äußere Atemhöhle erzielt wird (vgl. Taf. I fig. 5 mit fig. 6 *Podocarpus neriifolia).* Wenn man weiter die deutliche Ausprägung des äußeren Hautgelenkes im Vereine mit der relativ geringen Dicke der die äußere Atemhöhle begrenzenden Membranen der Nebenzellen berücksichtigt, scheint ohne Rücksicht auf die spezielle Art der Mechanik des Apparates eine ungleich größere Beweglichkeit desselben gesichert als z. B. bei *Bowenia* (vgl. fig. 5 mit 2). Dieselbe entspricht auch dem Bedürfnisse der Pflanze in einem Klima, welches längere Feuchtigkeitsperioden zuläßt.[1])

Anders *Dioon edula.* Im Gegensatze zur mehr häutigen Blattfläche von *Ginkgo* sind hier die herrschenden Bauprinzipien möglichst weitgehende Oberflächenverminderung der Fiederchen des einmal als Organisationsmerkmal überkommenen Fiederblattes zum Zwecke eines ausgiebigen Transpirationschutzes und mechanische Festigung. Auch hier hat sich die Pflanze durch Entwicklung eines deutlichen äußeren Hautgelenkes im Vereine mit der relativen Dünnwandigkeit der direkten Nachbarzellen (vgl. Taf. I fig. 7) auf der einen Seite die Beweglichkeit der Schließzellen bis zu einem gewissen Grade gesichert, andererseits jedoch wieder durch die mächtige Verdickung der Rückenwände der letzteren mit besonders stark entwickelter Holzlamelle den Grad derselben wieder herabgemindert (vgl. Abb.). Im

---

[1]) Vgl. E. Tiessen, China in Bibliothek der Länderkunde 1902 p. 394 und p. 404.

Gegensatze zu *Ginkgo* und in Übereinstimmung mit den übrigen Gattungen besitzt hier auch die Bauchwand ihrer ganzen Längsausdehnung nach eine Holzlamelle, welche bloß in der Höhe des Porus und an der Übergangsstelle zwischen Bauch- und Rückenwand einen Cellulosestreifen frei läßt (vgl. Abb. 7). Der Gefahr übermäßiger Transspiration, welche in dem heißen Klima der Heimat der Pflanze direkt eine Lebensfrage bedeutet, wird nicht nur durch die starke Verdickung und Cutinisierung der Außenwände der Epidermiszellen, die Entwicklung des Hypodermas usw., sondern auch durch die tiefe Einsenkung des Apparates begegnet. An dieser beteiligt sich hier nicht nur eine einzige Zellschicht wie bei *Ginkgo,* und den meisten übrigen Gattungen, sondern zumeist vier Schichten und darüber. Die dadurch gebildete äußere Atemhöhle von vasenförmiger Form zerfällt so in zwei Etagen (vgl. Abb. 7), eine auch bei Xerophyten anderer Familien nicht seltene Erscheinung (vgl. Taf. I fig. 15 *Hakea suaveolens*. Das Extrem in dieser Richtung stellt der bekannte weiter unten ausführlicher besprochene Apparat von *Dasylirion acrotrichum* dar (vgl. Taf. II fig. 7).

Haben wir es hier mit einer auf Anpassung an dieselben äußeren Faktoren beruhenden Konvergenz zu tun, welche alle übrigen Charaktermerkmale des Typus unbeeinflußt läßt, so stellt der Spaltöffnungsapparat von *Bowenia spectabilis* einen Fall dar, wo die Umbildung als Folgeerscheinung der Anpassung an die Hitze und Trockenheit des Standortes gerade die Oberflächenansicht des Apparates derart verändert, daß man auf den ersten Blick überhaupt keinen Gymnospermentypus vor sich zu haben glaubt. Der Fall, den meines Wissens in der bisherigen Literatur bloß Nestler[1]) flüchtig berührt, ohne auf den feineren Bau des Apparates näher einzugehen, ist um so interessanter, als sich die Umprägung hier in einer Richtung bewegt, welche an Verhältnisse erinnert, die bei dem histologisch und phylogenetisch so grundverschiedenen *Gramineentypus* bei einigen xerophytisch gebauten *Pteridophyten* und bei gewissen *Juncaceen* wiederkehren. Gleichzeitig zeigt aber gerade dieser Fall wieder recht deutlich, wie ausschlaggebend das Studium des gesamten feineren histologischen Baues des Apparates für die Beurteilung seiner phyletischen Bedeutung ist, weil trotz der abweichenden Oberflächenansicht sowohl der

---

[1]) Ein Beitrag zur Anatomie der Cycadeenfiedern Pringsh. Jahrb. XXVII, 1895 t. XIII fig. 19—20, p. 356—357.

[2]) Zu welchem phylogenetischen Chaos eine ausschließlich auf physiologischer Grundlage basierte Typenaufstellung führen könnte, zeigt am besten die in anderer Hinsicht sehr wertvolle Arbeit Copelands (Ann. of Botany Vol. XVI 1902).

mediane als polare Querschnitt die Zugehörigkeit desselben zum Gymnospermentypus sofort erkennen lassen. Weiter folgt daraus die später noch besonders betonte Tatsache, daß sich die physiologische Gleichwertigkeit verschiedener Spaltöffnungsapparate keineswegs mit der phyletischen deckt, sondern für die Beurteilung der phyletischen Bedeutung desselben in erster Linie die morphologischen Verhältnisse des Gesamtbaues maßgebend sind.

Wie aus Taf. I fig. 1 hervorgeht, sind in der Oberflächenansicht vom Lumen der Schließzellen je bloß die polaren Enden in Form spitzer birnförmiger, ihre spitzen Enden der Mitte des Apparates zukehrender Umrisse sichtbar. Dies rührt davon her, weil die Rückenwände im mittleren Teile desselben ausserordentlich verdickt sind, an deren Verdickung sich auch die Holzlamellen beteiligen, welche hier besonders stark entwickelt sind. Durch diese starke Verdickung werden die Lumina in dieser Region in der Oberflächenansicht verdeckt. An den Polen hingegen reichen sie sehr hoch gegen die Außenwände hinauf, was eine Verdünnung dieser Wände an den betreffenden Stellen bewirkt. (Vgl. Taf. I fig. 3, welche einen polaren Querschnitt in der durch die spitzzulaufenden Konturen der Schließzelllumina bezeichneten Region darstellt. Dieser Schnittführung entsprechend sind auch die Rückenwände hier sehr dick, während sie an den äußeren Enden der Pole merklich verdünnt sind, wie ein Vergleich mit der Oberflächenansicht fig. 1 zeigt.) Durch die eben charakterisierten Merkmale wird jedenfalls die Beweglichkeit des Apparates eingeschränkt und selbst bei gesteigertem Turgor die maximale Öffnungsweite desselben merklich verringert. Nicht nur der mediane und polare Querschnitt qualifizieren den Apparat als echten Vertreter des Gymnospermentypus, sondern auch die Längsschnittansicht, wo die starke Verdickung der Rückenwand der Bauchwand gegenüber, sowie die sattelförmige Einsenkung deutlich seine Zugehörigkeit zum Typus dokumentieren. Auch das für den Typus charakteristische äußere Hautgelenk ist bei entsprechender Schnittführung nachweisbar. (Vgl. Taf. I fig. 2 linke Schließzelle), wenn es auch weniger entwickelt ist als bei den meisten übrigen Gattungen.

Also selbst derjenige Apparat, welcher sich durch die eben charakterisierten die Schließzellen selbst betreffenden histologischen Anpassungsmerkmale von dem Gros der Angehörigen des Verwandtschaftskreises am meisten entfernt, hält sich in den für den Typus ausschlaggebenden Merkmalen streng innerhalb der

demselben gesteckten Grenzen, ein klarer Beweis für die hohe phyletische Bedeutung derselben.

Der Spaltöffnungsapparat von *Bowenia* ist aber auch noch nach einer anderen Richtung hin bemerkenswert. Wie ein Blick auf den medianen Querschnitt Taf. I fig. 2 zeigt, findet sich hier noch ein schwacher Rest einer Differenzierung in Vorhof und Zentralspalte, welche dadurch zustande kommt, daß der Porus in mittlerer Höhe schwach erweitert ist und in seinem unteren Ende durch Vorstülpung der Bauchwand stark verengert wird. Dagegen fehlt jede Andeutung eines Hinterhofes im Sinne der bei den Angiospermen ganz allgemein verbreiteten Bildung.[1])

Durch diesen Bau, welcher bei Gymnospermen sonst nur sehr vereinzelt auftritt, so beispielsweise nach Schwendener[2]) bei *Macrozamia cylindrica* und nach Klemm bei *Thuja occidentalis*[3]) und *Juniperus macrocarpa*,[4]) wird der Transpiration ein weiterer Riegel vorgeschoben, indem der ausströmende Wasserdampf, nachdem er die sehr schmale Zentralspalte passiert hat, zunächst in den kleinen Vorhof eintreten muß, um von hier erst durch die sehr enge Eisodialöffnung nach außen gelangen zu können (vgl. die Oberflächenansicht fig. 1). So leicht es demselben ist, aus den inneren Durchlüftungsräumen der Pflanze durch den weiten, von den steil nach innen abfallenden Bauchwänden begrenzten trichterförmigen Raum bis zur Zentralspalte zu gelangen, so schwierig ist seine weitere Passage nach außen. Da bei der großen Verdunstungsfläche des doppelt gefiederten Blattes die Gefahr übermäßiger Transpiration für die Pflanze geradezu eine Lebensfrage ist, erscheint es auf den ersten Blick auffallend, warum dieselbe außer den für die Gymnospermen charakteristischen Anpassungen nich die schon bei den phylogenetischen Vorfahren der *Cycadeen*, den *Pteridophyten* so allgemein verbreitete und zu diesem Zwecke wirksame Differenzierung der Hinterhofleiste beibehalten hat.

Auf diese Frage kann uns nur die Phylogenie eine befriedigende

---

[1]) Der Ansicht Klemms, welcher l. c. p. 532 und p. 538 bei Cupressineen von einem Hinterhofe spricht, kann ich nicht beipflichten, da derselbe, wie der Autor übrigens selbst bekennt, keine bestimmte Abgrenzung hat, und es gänzlich unstatthaft ist, den gesamten unterhalb der Zentralspalte liegenden, von den Bauchwänden der Schließzellen begrenzten Raum als „Hinterhof" zu bezeichnen. Ich kann dies um so weniger, als es mir, wie später gezeigt wird, gelungen ist, einen deutlichen Rest der bei den Angiospermen allgemein verbreiteten Hinterhofleiste auch bei Gymnospermen nachzuweisen (vgl. Abschnitt IV: Gymnospermae).

[2]) l. c. 1881 fig. 13.

[3]) l. c. t. XXI fig. 30.

[4]) l. c. t. XXI fig. 31.

Antwort geben. Die von *Cycas* aufwärts für sämtliche Gymnospermen charakteristischen Merkmale des Spaltöffnungstypus, welche, wie später gezeigt werden wird, in letzter Instanz nichts anderes als Produkte der Anpassung gegen die Gefahr zu großer Transpiration, also Anpassungsmerkmale sind, haben sich unter allmählicher Rückbildung des phylogenetisch älteren Merkmales der Hinterhofleiste langsam herausentwickelt. Daß sämtliche Gymnospermengattungen auf wesentlich dieselben äußeren Faktoren durch dasselbe Anpassungsprodukt reagierten, ist ein weiterer Beweis für die ausschlaggebende Bedeutung der verwandtschaftlichen Stellung bei der Umprägung des anatomischen Baues. Die Rückbildung der Hinterhofleiste wurde eben durch Vererbung fixiert zum Konstitutionsmerkmal und damit ist der histologischen Differenzierungsfähigkeit der Pflanze sozusagen eine bestimmte Richtung vorgeschrieben, die nur phylogenetisch verständlich ist, aber auch phylogenetisch notwendig war. Wie hochgradig die Rückbildung dieser Merkmale erblich fixiert ist, zeigt die Seltenheit des ganz gelegentlichen Auftretens eines Restes derselben im Gesamtbereiche der Gymnospermen, worauf später noch zurückzukommen ist.

Als letzter Spezialfall ist noch der Spaltöffnungsapparat von *Gnetum* zu besprechen, von welcher Gattung mir *Gn. Gnemon* für die Untersuchung zur Verfügung stand. Wie aus Tabelle I ersichtlich ist, liegen über die Spaltöffnungen dieser Art nur von *Gn. urens* Abbildungen von Bertrand vor, eine unbestimmte Art wurde von Mahlert untersucht. Bloß der letzgenannte Autor gibt eine im histologischen Detail zwar richtige, aber nicht ganz vollständige Abbildung, was damit zusammenhängen dürfte, daß ihm bloß ein Blatt einer Herbarpflanze zur Verfügung stand (l. c. p. 87). Wie ein Blick auf Taf. I fig. 11 zeigt, ist die Spaltöffnung nur sehr schwach eingesenkt, was auch Mahlert richtig hervorhebt und abbildet (l. c. fig. 19a). Weiters betont Mahlert die geringe Dicke der Bauchwand. Bezüglich der Verholzung gibt er an, daß die Holzreaktion mit Phloroglucin und Salzsäure eine so schwache Färbung ergab, daß er annehmen mußte, noch unentwickelte Schließzellen vor sich zu haben. Meine Nachuntersuchung an *Gnetum Gnemon* ergab in der dickeren Rückenwand eine deutliche Holzlamelle wie bei den übrigen Gymnospermen (Taf. I fig. 11). Dagegen fehlt auch hier wie bei *Ginkgo* (Taf. I fig. 5) die Holzlamelle der Bauchwand. Die Polansicht (Taf. I fig. 12) liefert das für die Gymnospermen charakte-

ristische Bild mit Ausschluß der basalen Holzlamelle. Nur sind hier alle Membranen etwas dünner, namentlich die beiden Basalmembranen und demgemäß die Lumina entsprechend größer (vgl. Taf. I fig. 12 mit fig. 3). Die angegebenen Merkmale sichern dem Apparate eine erhöhte Beweglichkeit, die im Verein mit der geringen Einsenkung in vollem Einklange mit den feuchten Bedingungen der Heimat dieser Pflanze steht. Der Verlust der inneren Holzlamelle bedeutet hier physiologisch dasselbe wie bei *Ginkgo*, stellt also ein Anpassungsmerkmal dar. Trotz alledem wurden aber auch hier ebensowenig wie bei *Ginkgo* hierdurch die Charaktermerkmale des Gymnospermentypus verwischt.

Wie im vorhergehenden gezeigt wurde, besitzt der Spaltöffnungsapparat der Gymnospermen eine Reihe histologischer Merkmale, welche in bestimmter Kombination für den Gesamtbereich dieses Verwandtschaftskreises charakteristisch sind, außerhalb desselben aber, im ganzen Pflanzenreiche in derselben Kombination bisher nirgends gefunden wurden und im Notfalle nicht nur genügen würden, eine Pflanze als hierhergehörig zu erkennen, sondern in den meisten Fällen geradezu zur Gattung (*Bowenia, Macrozamia, Dioon, Ephedra, Tumboa, Ginkgo, Torreya, Pinus usw.*) beziehungsweise zur Art führen würden (vgl. besonders die in Tabelle I p. 8 zitierten Abbildungen der daraufhin untersuchten Pinusarten). Da trotz der weit zurückreichenden selbständigen Entwicklung der einzelnen Klassen, ja selbst einzelner Familien der heute lebenden Gymnospermen ihre gemeinsame Abstammung [1]) außer den Merkmalen des Baues ihrer vegetativen und Fruktifikationsorgane, Entwicklungsgeschichte usw. in dem vollkommen übereinstimmenden Verhalten ihres Spaltöffnungsapparates ihren klaren Ausdruck findet, so war zu erwarten, daß bei einer Familie, welche in mehreren Merkmalen ganz unverkennbare Beziehungen zu den Gymnospermen zeigt, trotz ihrer in der Gesamtstruktur ungleich höheren Organisationsstufe sich diese Verwandtschaft auch hier im feineren Bau dieses Apparates ausspricht.

In diesem Sinne war eine genaue Untersuchung der Gattung *Casuarina* nach dieser Richtung hin besonders aussichtsreich, da diese Gattung nicht nur in den Merkmalen ihrer Makrosporangien und Makrosporen, der Entwicklung des Endosperms, [2]) dem Fruchtbau usw.

---

[1]) Vgl. Wettstein, Handbuch II. Bd. 1. Teil 1903 p. 117—119.

[2]) Vgl. Treub, Sur les Casuarinées etc. Ann. du Jard. de Buitenzorg X; Frye, The embryosac of Casuarina stricta, Botanic. Gazette, Aug. 1903 p. 101—113; Juel, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von Casuarina. Flora 1903 p. 284—293.

deutliche Beziehungen zu den *Gymnospermen* zeigt, sondern auch den Besitz eines echten Transfusionsgewebes mit diesen und nur mit diesen teilt.[1]) Wenn sie auch in der speziellen Ausbildung dieser Merkmale infolge frühzeitiger phylogenetischer Abzweigung von den gemeinsamen Stammformen der *Gymnospermen* ihre eigenen Wege gegangen ist, so spricht doch der Besitz derselben für eine ursprünglich gemeinsame Herkunft.

Da die auf unseren Apparat bezüglichen Literaturangaben sich entweder bloß auf die Verteilung und Orientierung oder Oberflächenansicht desselben beziehen, oder soweit sie den feineren Bau berücksichtigen, gänzlich unvollständig und z. T. unrichtig sind, habe ich denselben einer genauen Untersuchung unterzogen, bezüglich deren Ergebnisse ich mich hier um so kürzer fassen kann, da ich auf dieselben an anderer Stelle ausführlicher eingegangen bin.[2]) Aus der einschlägigen Literatur möchte ich hier bloß auf Solereders „Systematische Anatomie der Dicotylen" und die Arbeit Morinis[3]) hinweisen, bezüglich der älteren Literatur sowie aller weiteren Details im histologischen Aufbau des Apparates auf meine unten zitierte Untersuchung. Die folgenden Angaben beziehen sich im speziellen auf *C. quadrivalvis Labill.*; doch stimmen auch die übrigen Arten in allen wesentlichen Punkten mit dieser Art uberein.

Die Spaltöffnungen liegen, wie schon seit lange bekannt ist, in den mit Haaren ausgekleideten Längsfurchen des Stammes und zwar in einer bei den einzelnen Arten wechselnden Anzahl von Längsreihen, mit ihrer Längsachse quer zu jener des Stammes gestellt, die der einzelnen Reihen mehr oder weniger regelmäßig miteinander alternierend (vgl. Solereder l. c. p. 886 fig. 186B, Morini l. c. Taf. III fig. 4). Jede Schließzelle besitzt eine mit ihr gleichsinnig gestreckte Nebenzelle, und zwischen den einzelnen Apparaten mit ihren Nebenzellen sind gewöhnliche Epidermiszellen in geringer Zahl (bei *C. quadrivalvis* meist 2) eingeschaltet. Im Querschnitte zeigt die Nebenzelle die Form eines unregelmäßigen Polygones und zwar Fünfeckes, dessen kürzeste Seite von ihrer Seitenwand gebildet wird (Taf. I fig. 8). Ihre Außenwand besitzt wie bei den *Gymnospermen*, nur

---

[1]) Vgl. Solereder, Vergleich. Anatomie der Dicotyl. 1899 p. 886—887. Boodle and Worsdell, On the comparative Anatomy of the Casuarineae, Ann. of Botany 1894 p. 234—235.

[2]) Porsch, Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* und seine phyleticche Bedeutung. Österr. bot. Zeitschr. 1904 Nr. 1 u. 2.

[3]) Morini, Contributo all' anatomia del caule e della foglia delle Casuarinee, Mem. della R. Accad. delle Scienze di Bologna 1894 p. 687—691.

etwas höher, in ihrer oberen Region ein deutliches äußeres Hautgelenk und ist unterhalb desselben, dort, wo sie in die Rückenwand der eigentlichen Schließzelle übergeht, sehr stark verdickt und cutinisiert (vgl. Abb.). Die Schließzelle hat bei dieser Schnittführung die Form einer niedrigen, zusammengedrückten Ellipse, deren Hauptachse ungefähr unter einem Winkel von 45^0 zur Ebene der Epidermis geneigt ist. Der Porus zeigt durch schwache Erweiterung in mittlerer Höhe eine Gliederung in eine Eisodialöffnung, einen kleinen Vorhof und Zentralspalte, ein Verhalten, welches bekanntlich auch bei *Gymnospermen* in demselben Ausmaße ausnahmsweise nachweisbar ist (vgl. oben p. 14 Fußnote 2—4). Unterhalb der Zentralspalte fallen die Bauchwände gegen die Atemhöhle zu steil ab, und nur selten ist auch bei medianer Querschnittführung ein schwacher Rest einer Hinterhofleiste vorhanden, ein Verhalten, welches ich als seltenen Ausnahmefall auch bei *Gymnospermen* nachweisen konnte (vgl. Abschn. IV *Gymnospermae).* Von besonderem Interesse ist jedoch der Bau der Rücken und Bauchwände. Dieselben sind nämlich durch Einlagerung von Cutinlamellen in die Cellulosemembran charakterisiert, welche sich sowohl ihrer Form als ihrer Ausdehnung nach vollständig mit den Holzlamellen der *Gymnospermen* decken (vgl. Taf. I fig. 8). Auch der polare Querschnitt zeigt alle Charakterzüge des *Gymnospermen*typus und unterscheidet sich von ihm lediglich dadurch, daß die Holzlamellen des letzteren hier durch Cutinlamellen ersetzt sind, welche in allen Einzelheiten ihrer gegenseitigen Lage und Längenausdehnung vollkommen mit ersteren übereinstimmen (vgl. Taf. I fig. 9). Im Längsschnitte erscheinen die Schließzellen wie bei den *Gymnospermen* in der Mitte sattelartig vertieft und an den Polen stark emporgezogen, in ihrem Gesamtumrisse demnach der Schnittführung entsprechend wurstförmig bis hantelförmig. Wie aus dem Querschnitte hervorgeht, ist die Rückenwand der Bauchwand gegenüber stark verdickt (Taf. I fig. 10).

Damit wären die wichtigsten gemeinsamen Züge, welche der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* mit dem *Gymnospermen*typus teilt, kurz hervorgehoben. Derselbe ist aber auch außer den Besitz der Cutinlamellen noch durch eine Neuerwerbung charakterisiert, welche bloß ihm zukommt und in einer ähnlichen Bildung bei den *Equisetaceen* eine gewisse Analogie findet. Die Rückenwände der Schließzellen sind nämlich in ihrer unteren, dünneren Hälfte und zwar unterhalb des Cutinwulstes durch den Besitz mehrerer (meist 6—8) in einer Reihe stehender, scharf abgegrenzter Membranverdickungen ausgezeichnet. Diese erscheinen in der Oberflächenansicht im Längsschnitte unregelmäßig viereckig polygonal bis fast kreisrund

und wie die Lamellen der Bauchwände stark cutinisiert (vgl. Taf. I fig. 10). In diesem Merkmale weicht die Gattung *Casuarina* von sämtlichen *Gymnospermen* ab und nähert sich entfernt einem Verhalten, welches für die *Equisetaceen* charakteristisch ist, deren Schließzellen bekanntlich durch den Besitz querverlaufender, in das Lumen der Nebenzellen hineinragender Verdickungsleisten ausgezeichnet sind (vgl. Taf. I fig. 10 und fig. 8, Schließzelle links). Merkwürdigerweise ist auch die hohe Lage des äußeren Hautgelenkes bei *Casuarina* ein dieser Gattung und den *Equisetaceen* gemeinsamer Zug (vgl. die am Schlusse dieses Abschnittes zitierten Abbildungen). Von den Folgerungen, welche sich aus dem Besitze dieser Verdickungen sowie dem Gesamtbau des Apparates überhaupt für dessen Mechanik erschließen lassen, möchte ich hier absehen, da die Physiologie desselben für seine phyletische Bedeutung gleichgültig ist, und verweise ich diesbezüglich auf die in meiner oben zitierten Abhandlung geäußerten Gesichtspunkte (l. c. p. 41—43).

Die angeführten Tatsachen liefern also kurz folgendes Ergebnis: Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* zeigt in vollem Einklange mit der aus dem sonstigen Bau dieser Gattung folgenden Verwandtschaft derselben mit den *Gymnospermen* in seinem gesamten morphologischen Grundplan alle charakteristischen Merkmale des *Gymnospermen*typus, unterscheidet sich jedoch von diesem durch zwei Merkmale, welche in der speziellen Art ihrer Ausbildung und Kombination mit den übrigen Merkmalen nur ihn charakterisieren, ist also der klare Ausdruck sowohl der ehemaligen Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung mit den *Gymnospermen*, als ihrer gegenwärtigen selbständigen Stellung innerhalb der *Angiospermen*.

Um die phyletische Bedeutung dieses Verhaltens klarzustellen, war es notwendig, nachzuweisen, daß der Bau des Apparates nicht das ausschließliche, notwendige Ergebnis der Anpassung an dieselben äußeren Faktoren ist, welchen die Gattung auch ihre sonstigen so abweichenden habituellen und anatomischen Merkmale verdankt (wie Blattreduktion, Verlegung der Assimilationstätigkeit in den Stamm, Bau der Epidermis, Verteilung der Spaltöffnungen, Korkentwicklung usw.). Es galt zu zeigen, daß in der Merkmalkombination des Apparates ein Stück Verwandtschaft steckt, die uns allein den gegenwärtigen Bau desselben verständlich macht. Ist diese Auffassung richtig, und kommt dem Apparate

wirklich die postulierte phyletische Bedeutung zu, so müssen die Vertreter anderer Verwandtschaftskreise auch bei weitgehendster sonstiger habitueller und anatomischer Übereinstimmung mit unserer Gattung gerade im feineren Bau dieses Apparates auseinandergehen und ihre Verwandtschaft bekunden auch dann, wenn ihr gesamter abweichender Bau das Produkt derselben Anpassung ist. Zu diesem Zwecke wurden folgende Arten vergleichsweise auf ihre Spaltöffnungen hin untersucht: *Ephedra alata Dcne, E. altissinia Desf., E. distachya L., Juncus glaucus Ehrh., J. atratus Krok., J. conglomeratus L., J. balticus Kern., J. Rochelianus Schult., Schoenoplectus lacustris (L.) Palla, Genista radiata (L.) Scop., G. holopetala (Fleischm.) Rchb., G. aethnensis D. C., Spartium junceum L., Cytisus scoparius (L.) Lk., Colletia cruciata Gill., Chondrilla juncea L.* Das Ergebnis der vergleichenden Untersuchung dieser Arten, denen noch die von verschiedenen älteren und neueren Autoren genauer untersuchten *Equisetum*-Arten beizufügen sind,[1]) fiel genau in dem erwarteten Sinne aus. In sämtlichen Fällen zeigt trotz weitgehender habitueller Übereinstimmung selbst bei auffallender sonstiger anatomischer Konvergenz der Spaltöffnungsapparat ausnahmslos jenen und nur jenen Bau, welcher der systematischen Stellung der betreffenden Art entspricht. So zeigen sämtliche *Equisetum*-Arten den für diese Gattung charakteristischen Bau,[1]) *Ephedra* reinen *Gymnospermen*typus,[2]) *Schoenoplectus* das für die *Scirpoideen* charakteristische Verhalten (vgl. Taf. II fig. 14). Bezüglich der *Juncus*-Arten verweise ich auf das beim *Gramineen*typus diesbezüglich Gesagte sowie auf Taf. IV fig. 10—13. Weitgehende Übereinstimmung zeigen dagegen die auch verwandtschaftlich einander nahestehenden *Genisteen*gattungen *Genista, Spartium* und *Cytisus* (vgl. Taf. III fig. 8 *Genista,* 6 *Spartium* und 3 *Cytisus*) usw. Dieses Ergebnis ist um so beweiskräftiger, als sich die Spaltöffnungen fast sämtlicher angeführten Arten in einer Reihe wichtiger Charaktere (Form und Dicke der Cutinleisten, Reduktion des Lumens der Schließzellen infolge von Verdickung ihrer Membranen, herabgesetzte Beweglichkeit usw.) deutlich als Produkte der Anpassung an dieselben äußeren Faktoren darstellen, welcher sie auch ihre sonstigen übereinstimmenden habituellen und anatomischen Merkmale verdanken. Die in gleichem Sinne wirkende Anpassung hat also in der Umprägung des Apparates bei den verschiedenen Arten ihrer systematischen Stellung entsprechend zu gänzlich verschiedenen Anpassungsprodukten geführt, einer

[1]) Vgl. die am Schlusse dieses Abschnittes zitierten Abbildungen.

[2]) Vgl. die in Tabelle I zitierten Abbildungen.

Verschiedenheit, die demgemäß nur aus der Verwandtschaft erklärt werden kann. Die Gattung *Casuarina* liefert uns somit eines der glänzendsten Beispiele für die hohe Bedeutung, welche dem Spaltöffnungsapparate als Ausdrucksmittel verwandtschaftlicher Beziehungen beizumessen ist.

Der Gramineentypus.

Ein zweiter Typus, der alle Charaktere eines echten phyletischen Typus zeigt, ist jener der *Gramineen.*[1])

Schwendener war der erste, welcher gestützt auf ein reichhaltiges, zahlreiche Gattungen und Arten umfassendes Material und genaue histologische und physiologische Untersuchung den schon vor ihm von anderen Autoren untersuchten Spaltöffnungsapparat der *Gramineen* und *Cyperaceen* einer umfassenden Analyse unterzog, welche um so wertvoller ist, als er auch der Bedeutung des Apparates als Ausdrucksmittel der natürlichen Verwandtschaft volle Aufmerk-

---

[1]) Wichtigste Literatur: Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. I. Über die Spaltöffnungen der Gräser usw., Pringsh. Jahrb. VII 1869—70 p. 532; Pérard, Etude anatomique de l'Agropyrum caesium, Bull. de l. Soc. bot. d, France XVII 1871 p. 433; Zingeler, Die Spaltöffnungen der Carices, Pringsh. Jahrb. IX 1873—74 p. 128; Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen, Monatsber. d. Berliner Akad. 1881, Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen, Sitzungsber. d. Berliner Akad. 1889; Tschirch, l. c., und Beiträge zur Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter, Pringsh. Jahrb. XIII. 1882; Westermaier, Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems, Monatsber. d. Berliner Akad. 1882 p. 61—78; Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatom.-physiolog. Forschungen dargestellt. Berlin 1887; Mazel, Etude d'anatomie comparée sur l. organes d. végét. dans l. genre Carex, Dissertat. Genf 1891; Lemcke, Beitrag zur Kenntnis der Gattung Carex, Dissertat. Königsberg 1892; Rikli, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide, Pringsh. Jahrb. XXVII 1895 p. 485; Holm, Studies upon Cyperaceae. Americ. Journ. of Science 1895—1903, Grob, Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter, Biblioth. botan. Heft 36 1896; Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen IV. Aufl. 1898; Wulff, Studien über verstopfte Spaltöffnungen, Österr. Bot. Zeitschr. 1898 p, 255; Westermaier, Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate, Festschrift Schwendener 1899; Copeland l. c.; Spinner, L'anatomie foliaire des Carex suisses. Dissertat. Zürich 1903; Wiesner, Rohstoffe, II. Aufl. 1900—1903; v. Hayek, Zur Blattanatomie von Lygeum spartum usw., Österr. bot. Zeitschr. 1902 p. 1 ff.; Kaphahn, Beiträge zur Anatomie der Rhynchosporeenblätter usw., Beih. z. Botan. Zentralb. I. Abt. XVIII 1905. Eine vollständige Übersicht über die einschlägige Gesamtliteratur geben die zitierten Arbeiten von Grob, Holm und Kaphahn. Nicht einbezogen in Tab. II wurden die mir nicht zur Verfügung stehenden Dissertationen von Mazel, Lemcke und Spinner.

samkeit schenkte. (vgl. l. c. 3 Systematische Umgrenzung der beschriebenen Spaltöffnungsform). Der Apparat, welcher in typischer Ausprägung allen *Gramineen*, soweit sie daraufhin untersucht sind, zukommt,[1]) ist durch folgende Hauptmerkmale charakterisiert. Die Schließzellen sind im Längsschnitte hantel- oder schenkelknochenförmig, in ihrer mittleren Region niedrig, flach, an den beiden Enden halbkugelförmig erweitert (vgl. Taf. III Fig. 16, Taf. IV Fig. 10—12).

Während die Enden dünnwandig sind, ist das Lumen im mittleren Teile durch starke Membranverdickung bis auf einen dünnen Kanal reduziert. Dementsprechend zeigt ein median geführter Querschnitt ein spaltenförmiges Lumen und außergewöhnlich starke Verdickungsleisten, welche aber hier, nicht wie sonst, der Bauchseite genähert, sondern nahezu median gelagert sind (vgl. Taf. III Fig. 17, Taf. IV Fig. 12), die Polansicht hingegen zwei gleichgestaltete dünnwandige, durch eine dünne Scheidewand voneinander getrennte Zellen, welche sich von der Ansicht des medianen Querschnittes auch durch größere Höhe unterscheiden (Taf. IV Fig. 13). Ein weiteres Charaktermerkmal liegt in der Flächenansicht. Während nämlich die Zentralspalte im offenen Zustande sonst gewöhnlich von zwei nach außen konvexen Bogenlinien begrenzt ist, welche bloß an ihren Enden einen spitzen Winkel bilden, zeigt sie in typischer Ausbildung bei den *Gramineen* die Form eines länglichen Sechseckes mit parallelen Seitenlinien. Bisweilen sind dieselben sogar nach innen vorgewölbt (vgl. Schwendener l. c. 1889 Fig. 12). Weiters ist der Apparat durch den Besitz zweier dünnwandiger Nebenzellen ausgezeichnet, welche in ihrem mittleren Teil der Innenwand sehr oft weit gegen die Athemhöhle vorspringen (ähnlich wie Tab. IV Fig. 2, 4, 5, 12 etc.). In der Flächenansicht zeigen sie meist die Form einer halben Ellipse (Taf. II Fig. 14 oder eines gleichschenkligen Dreieckes Taf. III Fig. 16).

Aus diesem histologischen Bau erhellt für die Physiologie des Apparates, daß die mittleren Partien der Schließzellen als infolge der starken Membranverdickung unbeweglich die passiven Bestandteile darstellen, welche durch die in den erweiterten dünnwandigen Enden wirksamer Kräfte, welche die aktiven Teile darstellen bei steigendem Turgor voneinander entfernt werden, wodurch ein Öffnen der Zentralspalte bewirkt wird. (Bezüglich aller Einzelheiten dieser Mechanik vergleiche die genaue Darstellung bei Schwendener, l. c. 1889 p. 2ff. Fig. 1 u. 2; Haberlandt, Physiolog. Pflanzenana-

---

[1]) Einen ungefähren Überblick über die Verbreitung desselben innerhalb der Familie gibt Tabelle II.

tomie II. Aufl. 1896 p. 389—391 Fig. 156, Copeland, l. c. p. 343 bis 344.)

Selbstverständlich kompliziert sich die Mechanik des Apparates in jenen Fällen, in denen sich euch die Nebenzellen an derselben aktiv beteiligen (Vgl. Schwendener, l. c. p. 5 [69]).

Wie eine vergleichende Übersicht über die in Tabelle II p. 24—26 zitierten Abbildungen zeigt, erstreckt sich die Variation des Typus zunächst auf die Höhe des Gesamtapparates samt den Nebenzellen den übrigen Nachbarzellen gegenüber beziehungsweise den Grad der Einsenkung, die Form der äußeren Atemhöhle, die Gestalt der Nebenzellen, besonders in der Oberflächenansicht, die Form des Lumens im Querschnitte usw. Demgemäß liegen die Stomata entweder in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen (*Aristida pungens* Tschirch, Pringsh. Jahrb. XIII t. XVIII fig. 27, *Psamma arenaria*, Tschirch, daselbst fig. 17, *Carex leporina*, Schwendener Gram. fig. 6), oder sie sind in verschiedenem Grade eingesenkt (*Carex vesicaria* Schwendener, daselbst fig. 3, *C. panicea* fig. 4, *C. ampullacea* fig. 5 u. a.) oder selbst über die Nachbarzellen schwach erhaben (*Isolepis* Schwendener, daselbst fig. 9, *Eriophorum Scheuchzeri* fig. 15, *Eriophorum alpinum* Westermaier, l. c. t. II fig. 2 usw.). Alle die genannten Fälle können noch vereinigt sein mit Einsenkung eines größeren die Spaltöffnungen tragenden Epidermisareales durch Bildung von Längsrinnen (*Spinifex longifolius* Tschirch, Linnaea l. c. t. II fig. 26 u. a.). Die Variation in der Form der äußeren Atemhöhle wird zumeist bloß durch die Weite ihrer Ausmündung im Gegensatze zum basalen Teile derselben bedingt. (Vergleiche die zitierten Abbildungen von *Carex*arten.) Bezüglich der Gestalt der Nebenzellen verweise ich auf das oben p. 22 Gesagte. Wie beim *Gymnospermen*typus erstrecken sich also auch hier die auf Rechnung aktueller Anpassung zu setzenden Veränderungen des Apparates im allgemeinen auf die benachbarten Zellgruppen unter Beibehaltung der für den morphologischen Typus der Schließzellen selbst zu phyletischen Merkmalen gewordenen Hauptcharaktere.

Ein besonderes Interesse verdient die spezielle Verbreitung unseres Typus im Vereine mit der jeweiligen Ausprägung und Umprägung desselben, weil sie der klare Ausdruck der verwandtschaftlichen Beziehungen der Hauptgruppen der *Glumifloren* ist und einen der wenigen Fälle darstellt, wo die histologische Differenzierung des Spaltöffnungsapparates überdies noch bis zu einem gewissen Grade mit phylogenetischen Entwicklungsvorgängen parallel geht, welche sich in der Blütenregion dieses Verwandtschaftskreises abgespielt haben.

Tabelle II.

Verbreitung des Gramineentypus. [1])

Fam. Gramineae. [2])

I. Maydeae.

Zea Mays L. Pfitzer t. XXXVI fig. 8—11. Schwendener 1881 *) fig. 24; Gram. fig. 7—8, Wiesner Anat. d. Physiol. IV. Aufl. 1898 p. 96 fig. 380. Copeland pl. XIII fig. 20—23.

II. Andropogoneae.

Andropogon foveolatus Volkens t. XVIII fig. 3.

III. Zoysieae.

IV. Tristegineae.

V. Paniceae.

Panicum turgidum Volkens t. XVII fig. 2.
Pennisetum Volkens t. XVI fig. 3.
Spinifex longifolius Tschirch t. II fig. 26.

---

[1]) Gegenüber der Tabelle I, welche wohl alle wichtigeren histologisch brauchbaren Abbildungen des Gymnospermentypus aus der im allgemeinen leicht zu überblickenden Spezialliteratur enthält, bin ich mir wohl bewußt, mit der vorstehenden Tabelle nur einen sehr mageren Auszug aus der Hochflut von Literatur, welche über die Anatomie der Gräser handelt, gegeben zu haben. Der Umstand, daß eine große Anzahl von Vertretern dieser Familie in technischer Beziehung ausgedehnte Verwertung findet, und demgemäß die Anatomie derselben zu diagnostischen Zwecken genauer studiert ist, bedingt eine weite Zerstreuung der einschlägigen Literatur in selbständigen Arbeiten und Zeitschriften angrenzender Gebiete wie der Rohstofflehre, Pharmacognosie usw. deren Beherrschung außerhalb der Interessensphäre der physiologischen und phylogenetischen, kurz theoretischen Histologie liegt. So wichtig uns die darin zusammengetragenen Bausteine für den stolzen Zukunftsbau der phylogenetischen Histologie sind, so unmöglich ist es dem einzelnen, sie zu beherrschen. Da ich in der vorliegenden Untersuchung, welche ja keine Monographie des Spaltöffnungsapparates ist, in dieser Spezialfrage nur zeigen will, daß sich der oben charakterisierte Spaltöffnungstypus über die im großen und ganzen einheitlichen Familien der Gramineen und Cyperaceen gleichmäßig verteilt, so glaube ich mich auch mit einer weniger vollständigen Aufzählung begnügen zu dürfen, worin mir wohl jeder einsichtige Fachmann beipflichten wird. Anders stand die Sache bei den Gymnospermen, deren vier rezente Klassen zum Teil verwandtschaftlich ziemlich weit auseinander liegen, (vgl. Wettstein, Handb. d. system. Botanik. 1903 II 1 p. 119.

[2]) Systematische Anordnung nach Hackel-Pax in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfam. II 2.

*) Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Die Abkürzung „Gram.“ bezieht sich in der Folge auf dessen Arbeit „Die Spaltöffnungen der Gramineen u. Cyperaceen, Berlin 1889. Leider sind die in anderer Hinsicht so wertvollen auf zahlreiche Gattungen und Arten bezüglichen Abbildungen in den Arbeiten Duval-Jouvé's für den vorliegenden Zweck bei ihrer schwachen Vergrößerung nicht brauchbar. (Vgl. dessen Histotaxie des feuilles de Graminées, Ann. des sc. nat. Botan. 6. sér. t. 1. 1875 pl. 17—19, Etude anatomique de quelques Graminées et en particulier des Agropyrum, Paris 1870 Mém de l'Acad. d. sc. et lettr. t. VII pl. XVI—XVII.

VI. Oryzeae. Oryza. Wiesner Rohst. II p. 438 fig. 132.
Lygeum spartum Wiesner, Rohst. II p. 439 fig. 133, p. 440 fig. 135. v. Hayek, fig. 1—3.

VII. Phalarideae.

VIII. Agrostideae. Aristida pungens Tschirch, Pringsh. XIII t. XVIII fig. 27.
„ brachypoda Volkens t. VI fig. 8.
„ ciliata Volkens t. VI fig. 6—7.
Sporobolus spicatus Volkens t. XVIII fig. 6—7.
Ammophila arundinaceae Host (Psamma arenaria) Tschirch, Pringsh. XIII t. XVII fig. 17.

IX. Aveneae. Stipa tenacissima Wiesner. Rohst. II p. 403 fig. 102.
v. Hayek fig. 4.
Danthonia Forskalii Volkens t. XVIII fig. 10.
Avena sterilis Duval-Jouve 1871 t. II fig. 10—13.
„ sativa Westermaier, Festschr. Schwendener 1899 t. IV fig. 2.

X. Chlorideae. Cynodon Dactylon Volkens t. XVI fig. 2.

XI. Festuceae. Sesleria coerulea Grob t. II fig. 16—20.
Cynosurus echinatus Schwendener, Gram. fig. 12—13.
Poa annua Haberlandt p. 390 fig. 156

XII. Hordeae. Triticum vulgare Schwendener, Gram. fig. 11, 16.
Agropyrum caesium Pérard l. c. pl. 3 fig. 6.

XIII. Bambuseae. Bambusa arundinacea Wiesner Rohst. II p. 442 fig. 140.

Fam. Cyperaceae.

I. Scirpoideae. Ascolepis capensis Rikli t. XVIII fig. 9.
Hypolytrum latifolium Rikli t. XVIII fig. 8.
C. Papyrus Westermaier, Festschr. Schwendener 1899 t. IV fig. 1.
Cyperus abbyssinicus Rikli t. XVIII fig. 7.
Andotrichum polycephalum (Kth.) Rikli t. XIX fig. 3.
Ficinia stolonifera (Nees ab Esenb.) Rikli t. XIX fig. 4.
Eriophorum alpinum Schwendener 1881 fig. 8.
Westermaier t. II fig. 2—3.
„ Scheuchzeri Schwendener, Gram. fig. 15.
Fuirena scirpoidea Holm l. c. 1897 IV Ser. IV p. 26 fig. 18.
„ squarrosa „ „ „ „ „ „ „ „ „ 15.
Scirpus (Isolepis) spec. Schwendener Gram. fig. 9.
Dichromena laucocephala Holm l, c. 1897 IV. Ser. IV. p. 302 fig. 3.

II. Caricoideae.
Carex vesicaria Schwendener, Gram. fig. 3.
„ panicea „ „ „ 4.
„ ampullacea „ „ „ 5.
„ leporina „ „ „ 6.
„ teretiuscula „ „ „ 10.
„ rigida „ „ „ 14.
Oreobolus pumilio Kaphahn l. c. t. X fig. 7.
Schoenus curvifolius „ „ „ „ „ 12.
Lepidosperma Burmanni „ „ „ „ „ 18.

Tricostularia compressa	Kaphahn l. c. t. X fig. 20.
Decalepis Dregeana	,, ,, ,, ,, ,, 21.
Cladium germanicum	,, ,, ,, ,, ,, 23.
Rhynchospora alba	,, ,, ,, ,, ,, 27.

In typischer Ausprägung findet sich derselbe nämlich wie oben erwähnt, strenggenommen bloß bei den *Gramineen* und einem Teil der *Cyperaceen*, besonders den *Caricoideen*, wenn sich auch die gegenwärtig vorliegenden Untersuchungen, soweit sie histologisch brauchbar sind, wie Tabelle II zeigt, auf eine ungleich beschränktere Anzahl von Formen erstrecken, als dies bei den wenigstens in bezug auf die Gattung beinahe vollständig untersuchten *Gymnospermen* der Fall ist. Dagegen unterscheiden sich die übrigen *Cyperaceen* durch eine weniger spaltenförmige Gestalt des Lumens in der mittleren Region der Schließzellen, ja die *Scirpeen* unter den *Scirpoideen* zeigen sogar in der Querschnittsansicht meist eine auffallende Verbreiterung des Schließzellenlumens nach der Rückenwand hin, wodurch eine mehr oder weniger bauchseitige Lage der Verdickungsleisten zustande kommt. Wir haben dann einen Bau vor uns, welcher sich morphologisch von dem gewöhnlichen Lilientypus eigentlich bloß graduell unterscheidet, also eine deutliche Mittelstellung zwischen jenem der *Gramineen* und *Liliifloren* einnimmt (vgl. Schwendener l. c. fig. 9). Die Mechanik des Apparates bleibt aber nach Schwendeners Angaben auch hier jene des *Gramineen*typus. Diese Tatsache ist um so interessanter als die weniger weit vorgeschrittenen *Scirpoideen* auch im Bau der Blüte sowohl durch ihre Zweigeschlechtigkeit als die Ausbildung ihrer Blütenhülle den Vorfahren der *Liliifloren* ungleich näherstehen als die *Caricoideen*.[1])

Da nun die *Juncaceen* zu den *Gramineen* und *Cyperaceen* im anatomischen Bau der Achse (mechanisches System, Leitungssystem usw. deutliche Beziehungen aufweisen, wenn dieselben auch nicht gerade auf eine so unmittelbare Verwandtschaft deuten, daß die eine Familie von der anderen direkt abgeleitet werden könnte,[2]) so war zu erwarten, daß sich dies auch im histologischen Bau des Spaltöffnungsapparates ausspreche. Das Verhalten der *Juncaceen* nach dieser Richtung hin ist für unsere Frage auch schon deshalb von besonderem Interesse, weil diese Familie allem Anscheine nach eine Primitivform

---

[1]) Vgl. Pax, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceen. 6. Die Stellung d. C. im System., Englers Jahrb. VII 1886 p. 310—313.

[2]) Vgl. Pax, l. c. p. 312.

des *Liliaceen*typus darstellt.[1]) Da in der bisher vorliegenden Literatur eine vergleichende den feineren Bau des Apparates behandelnde Voruntersuchung derzeit noch aussteht, indem die Angaben und Zeichnungen Duval-Jouves, welche sich zwar auf eine größere Anzahl von Arten stützen, die hier ausschlaggebenden Details nicht berücksichtigen[2]) und auch Westermeier[3]) und Buchenau[4]) sich bloß auf allgemeine Angaben beschränken, so war ich diesbezüglich auf eigene Nachuntersuchung angewiesen, auf deren Ergebnisse ich im folgenden kurz eingehen will. Da von den wenigen fremdländischen Gattungen kein entsprechend konserviertes Material zur Verfügung stand, habe ich mich mit Rücksicht auf die vorgeschrittene Jahreszeit auf die noch lebend zu untersuchenden Arten der Gattungen *Juncus* und *Luzula* beschränken müssen, und zwar gelangten folgende Arten zur Untersuchung: *Juncus articulatus L.*, *J. atratus Krok*, *J. bufonius L.*, *J. glaucus Ehrh.*, *J. Rochelianus Schult.*, *Luzula angustifolia* (Wulf.) Garcke, *L. campestris* (L.) DC., *L. silvatica (Huds.) Gaud.*, *L. pedemontana Boiss. et Reut. und L. Sieberi Tausch.* Zum Studium der Variationsweite des Apparates wären freilich gerade die fremdländischen Gattungen interessant gewesen, besonders die Gattung *Prionium*, welche eine merkwürdige Neubildung des Typus aus dem Caplande darstellend auch zu den *Restionaceen* gewisse Beziehungen zeigt (vgl. Buchenau, Monogr. p. 53). Doch auch die aus der Untersuchung der eben angeführten einheimischen Gattungen folgenden Ergebnisse lassen einen klaren Einblick in die Anpássungsgeschichte des Formenkreises gewinnen, welcher eine gründliche vergleichend-anatomische und phylogenetisch-histologische Untersuchung der ganzen von Buchenau so gründlich systematisch untersuchten Familie als besonders wünschenswert und aussichtsreich erscheinen läßt.

Für die Oberflächenansicht sämtlicher sowohl von mir als der von Duval-Jouve und den übrigen oben zitierten Autoren untersuchten Arten sind folgende Merkmale charakteristisch. Die Spaltöffnungen stehen in Längsreihen mit ihrer Längsachse parallel zu jener des Stammes und sind wie jene der *Gramineen* rechts und

---

[1]) Buchenau, Juncaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. II 5 p. 4 und Monographia Juncacearum, Englers Jahrb. XII. 1890 p. 5, p. 52 ff.

[2]) Duval-Jouve, Sur quelques tissus de Joncées, de Cypéracées et de Graminées, Bull. Soc. botan. de France XVIII 1871 p. 235—238.

[3]) Westermaier, Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate, Festschrift Schwendener 1899 p. 78.

[4]) Monogr. l. c. p. 36. Vgl. überdies Wulff, Studien über verstopfte Spaltöffnungen, Österr. Bot. Zeitschr. 1898 XLVIII p. 255.

links von je einer Nebenzelle umgeben, welche meist die Gestalt eines sehr schwach gekrümmten Halbmondes besitzend, mit den eigentlichen Schließzellen zusammen einen von den übrigen Epidermiszellen sich deutlich abhebenden vierzelligen Zellkomplex von ungefähr quadratischem Umrisse bilden (vgl. Taf. IV. fig. 10). Bezüglich des feineren Baues ist wohl zu unterscheiden zwischen den xerophytisch gebauten Formen (*Juncus atratus*, besonders aber *J. glaucus*) und den mehr an feuchtere Standorte angepaßten *Luzula*-arten (*L. silvatica*, *pedemontana* usw.), *Juncus Rochelianus* usw. Letztere zeigen im medianen Querschnitte von der geringen Größe der Schließzellen abgesehen, reinen *Liliaceen*typus, aber deutliche Differenzierung in einen ziemlich geräumigen Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof. Der zarten Rückenwand stehen die neutral gelegenen Verdickungsleisten der Bauchwand gegenüber. Für das Lumen resultiert aus diesem Verhalten die bekannte unregelmäßige Form eines ungleichseitigen Dreieckes mit abgerundeten Ecken, wie sie im Gesamtbereiche der *Liliifloren* und auch außerhalb desselben in zahllosen Abstufungen ganz allgemein verbreitet ist (vgl. Schwendener l. c. 1881 fig. 11). Die Innenwände sind ihrer ganzen Ausdehnung nach ziemlich stark verdickt. Die Innenwände der Nebenzellen springen nicht weit gegen die Mitte des Apparates zu vor, wölben sich aber gegen die hier stark entwickelte Atemhöhle zu deutlich vor. Im polaren Querschnitte hat der Apparat einen eiförmigen bis kreisrunden Umriß von gleichmäßig ziemlich dünner Membran, in der Mitte geteilt durch die gerade, senkrechte, ebenso dünnwandige gemeinsame Trennungswand der beiden ungefähr halbkreisförmigen Schließzellen (ähnlich wie bei *Juncus glaucus* Taf. IV fiig. 13). Die graduelle Ausprägung der genannten Merkmale variiert bei den einzelnen Arten innerhalb sehr geringer Grenzen, der Typus bleibt überall derselbe.

Unter den xerophytisch gebauten Formen nimmt *J. conglomeratus* insofern eine eigene Mittelstellung ein, als wir hier im medianen Querschnitte deutliche Einsenkung des Apparates unter Ausbildung eines äußeren Hautgelenkes und mächtiger Förderung der cutinisierten Vor- und Hinterhofleisten mit Verdünnung der Rückenwand und ventraler Lage der Verdickungsleisten kombiniert finden, wodurch auch bei dieser Schnittführung ein relativ großes Lumen erhalten bleibt. Die starke Entwicklung der Cutinleisten findet ihr Analogon in der für diese Art charakteristischen bedeutenden Verdickung und Cutinisierung der Außenwände der Epidermiszellen, welche an Dicke dem Lumen derselben gleichkommen. Das Streben nach möglichster

Herabminderung der Transspiration findet bei unserer Art seinen weiteren Ausdruck darin, daß sich hier häufig auch sekundärer, teilweiser Verschluß des Hinterhofes und damit der Atemhöhle durch papillenförmige Ausstülpung der einen darunterliegenden Assimilationszelle findet, deren Erweiterung sich an die Opisthialöffnung anlegt und dieselbe teilweise bis vollständig verschließt.[1] Ein gemeinsamer Zug der Oberflächenansicht dieser und der früheren Arten ist die überwiegend konzentrierte Braunfärbung des Schließzelleninhaltes an den Polen bei Behandlung mit Chlorzinkjod, welche darauf hinzudeuten scheint, daß der erste Schritt der Annäherung zum *Gramineen*-typus mikrochemisch vollzogen zu sein scheint, wo der histologische Bau noch dem *Liliaceen*typus nähersteht, indem diese Reaktion auf eine Zentralisierung der osmotisch wirksamen Substanzen in den Polen zu deuten scheint.

Die Längsschnittsansicht variiert je nach der Schnittführung. Geht die Schnittebene genau sagittal durch die Mitte der Schließzellen, so erhalten wir das auf Taf. IV fig. 11 für *Juncus glaucus* dargestellte Bild. Der Außenkontur derselben entspricht dem eines Rechteckes mit abgerundeten Ecken. Die Abgrenzung des Lumens dagegen erscheint schenkelknochen- oder hantelförmig, dadurch bedingt, daß sowohl Außen- als Innenwand in der mittleren Partie stark verdickt sind, derart, daß das Lumen in dieser Region bloß auf einen Spalt reduziert ist. Der Grad dieser Verdickung sowie der Ausdehnung derselben auf die Länge der Schließzellen variiert bei den einzelnen Arten. Die Seitenwände, welche den kürzeren Seiten des Rechteckes entsprechen, stimmen mit den Seitenwänden der gewöhnlichen Epidermiszellen sowohl in ihrer Dicke wie in ihrem mikrochemischen Verhalten überein. Begreiflicherweise wird bei sagittaler Schnittführung die Nebenzelle nur dann getroffen, wenn sie mit ihrer Innenmembran unter die Mitte des Schließzelllumens reicht. Das Bild ändert sich jedoch mit einem Schlage ganz wesentlich, wenn die Schnittebene nicht strenge sagittal, sondern schief die Länge der Schließzelle durchschneidet. Wie ein Vergleich mit der Querschnittsansicht (vgl. Taf. IV fig. 12) ergibt, hängt der Wechsel des Bildes der Längsschnittsansicht in diesem Falle ganz davon ab, welchen Winkel die jeweilige Schnittebene mit der Sagittalebene des Schließzellenquerschnittes einnimmt. Verläuft die Schnittebene derart schief, daß sie durch die Rückwand der Schließzelle

[1]) Über ähnliche Vorkommnisse in anderen Familien vgl. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 410—411. Dasselbe Verhalten fand ich in noch wirksamerer Ausprägung bei *Eucalyptus pulverigera*.

geht, dann erscheint im Längsschnitte die obere Wand derselben auffallend dünn, der unteren normal verdickten Wand gegenüber; das Lumen ist zwar durch die mediane Verdickung der Innenwand in der Mitte etwas eingeschnürt, aber niemals auf einen Spalt reduziert. In jenen Fällen, wo, wie bei *Juncus glaucus*, die Innenwand der Nebenzelle über die Mitte des Schließzellumens hinaus gegen die Mitte des Apparates zu sich erstreckt, wird dieselbe auch im Längsschnitte getroffen und ragt dann als dünne Zelle von halbelliptischem bis halbkreisförmigem Umrisse in die Atemhöhle hinein, wo die letztere überhaupt soweit entwickelt ist, um auch auf dem Längsschnitte als einheitliche Höhlung zu erscheinen. Bei dem xerophytisch gebauten *Juncus glaucus* beschränkt sich dieselbe dagegen nicht selten bloß auf jene Intercellularräume, welche zwischen der Nebenzelle und den angrenzenden Assimilationszellen freibleiben (Taf. IV fig. 11). Ebenso verhält sich *Juncus atratus*. Die Unterschiede in der Dicke der Außen- und Innenwand der Schließzelle, welche dem Winkel der Schnittebene entsprechend variieren, ergeben sich aus der Betrachtung der Querschnittsansicht (Taf. IV fig. 12). Von dem typischen Verhalten der *Gramineen* weicht die eben charakterisierte Längsschnittsansicht hauptsächlich dadurch ab, daß bei diesen die mittlere Region der Schließzellmembran nicht nur beiderseits verdickt, sondern gleichzeitig zumeist auch deutlich eingesenkt ist, was eine merkliche Erhöhung der beinahe kreisförmigen Polenden bedingt, welche überdies auch rücksichtlich ihrer Membranverdünnung gegen die verdickte mittlere Partie viel auffälliger kontrastieren als bei den Juncaceen.

Ein Extrem xerophytisch-adaptiver Umbildung stellt uns der Apparat von *Juncus glaucus* dar, besonders bemerkenswert dadurch, daß hier die weitgehende Annäherung an den *Gramineen*typus nicht nur im Querschnitte, sondern auch im Oberflächenschnitte ihren klaren Ausdruck findet. Wie bei den Gramineen sind auch hier in der Oberflächenansicht bei starker Vergrößerung an den Polen die Schließzellumina bloß in Form je zweier birnförmiger, gegen die Mitte des Apparates zu spitzer Konturen sichtbar, welche nach Anwendung von Chlorzinkjod besonders deutlich werden (vgl. Taf. IV fig. 10), im mittleren Teile dagegen durch die starke Membranverdickung verdeckt, die auf dem Querschnitte den Apparat von dem einer echten *Graminee* kaum unterscheiden läßt. Die Oberflächenansicht weicht von jener der *Gramineen* eigentlich bloß dadurch ab, daß die Maximalbreite des Apparates nicht in die Region der Pole, sondern in die Mitte desselben fällt, letzterer also in dieser Region

nicht eingeschnürt ist (vgl. d. zit. Abb.). Die bei den früher erwähnten Arten in der wahrscheinlichen Konzentrierung der osmotisch wirksamen Substanzen in den Polenden mikrochemisch ausgesprochene Annäherung an den *Gramineen*typus findet hier also auch in der Flächenansicht ihre Fortsetzung. Eine weitere Bestätigung findet dieselbe im medianen Querschnitte. Wenn auch Vor- und Hinterhof noch deutlich ausgeprägt sind, so sind sie doch schon merklich eingeschränkt, und das Lumen der Schließzelle ist wie bei den Gramineen durch die starke Membranverdickung fast bis auf einen Spalt reduziert (Taf. IV fig. 12). Ja selbst die für die *Gramineen* charakteristische mediane Lagerung der Verdickungsleisten findet ihr Analogon darin, daß die Kutinisierung in der oberen Hälfte des Schließzellenquerschnittes sogar bis zur Mitte der Rückenwand reichen kann (vgl. Abbildung). Der polare Querschnitt stimmt dagegen im wesentlichen mit jenem der früher erwähnten Arten überein (Taf. IV fig. 13). Die durch die eben charakterisierten Merkmale ausgesprochene Tendenz nach xerophytischem Bau findet ihren weiteren Ausdruck in dem regelmäßig auftretenden Wachsüberzug, welcher, wie Wulff gezeigt hat,[1]) über den Spaltöffnungen gewöhnlich dichtere Lagerung als auf der übrigen Epidermis zeigt.

So findet sich in der Familie der *Juncaceen*, wenigstens bei den einheimischen Vertretern, das Maximum der Annäherung des Spaltöffnungsapparates an den Typus der *Gramineen* gerade bei einer Art, welche wie eine vergleichende Betrachtung anderer anatomischer Merkmale zeigt, inbesonders weitgehendem Maße die Tendenz nach xerophytischem Bau zeigt. Diese Tatsache ist um so wertvoller, als der *Gramineen*typus in seiner gegenwärtigen Ausbildung wohl sicherlich das nunmehr fertige Endprodukt einer allmählichen phylogenetischen Umbildung des ursprünglichen *Liliifloren*typus im Sinne einer xerophytischen Anpassung ist, eine Auffassung, welche wie später gezeigt wird, auch in der Ontogenese der *Gramineen* ihre volle Bestätigung findet (vgl. Abschn. III).

Diese auffallende Konvergenz im feineren Bau eines Produktes gleichsinniger Anpassung findet in den historischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Vorfahren der Hauptformenreihen der *Glumifloren* ihre volle Erklärung und ist auch nur von diesem Gesichtspunkte aus verständlich. Warum findet sie sich nicht in der-

---

[1]) Wulff, Studien über verstopfte Spaltöffnungen. Österr. bot. Zeitschr. 1898.

selben Ausprägung im großen Kreise der Dicotylen, welcher nicht nur eine ganze Welt der sinnreichsten und kompliziertesten adaptiven Umprägungserscheinungen des Spaltöffnungsapparates in sich birgt, sondern auch Anpassungen, die auf demselben physiologischen Typus wie jener der *Gramineen* beruhen? Man denke an *Achillea millefolium,* deren Apparat nach Copeland (l. c. p. 362 fig. 15—17) eine Kombination des *Amaryllis-* und *Gramineen*typus darstellt, die sich auch im feineren Bau desselben ausprägt. Und trotzdem zeigt die Oberflächenansicht bei Berücksichtigung des seitlichen Zellenschlusses an die Schließzellen und anderer Merkmale auf den ersten Blick, daß wir es hier mit einem Apparate von ganz anderer phyletischer Wertigkeit zu tun haben. Man vergleiche *Bowenia spectabilis* (Taf. I Fig. 1 bis 4), *Oxydendrum arboreum* (Copeland, l. c. fig. 48—51), *Osmunda Claytoniana* (daselbst Fig. 33).

In allen diesen so entfernten Formenkreisen *(Compositae, Cycadinae, Ericaceae, Osmundaceae)* hat die Natur zur Erreichung desselben Zweckes zu demselben einfachen und probaten Mittel gegriffen, nämlich vorwiegende oder ausschließliche Verlegung der bewegenden Kraft in die Pole unter gleichzeitiger Einschränkung oder Ausschluß der mittleren Region von der Aktivität des Bewegungsmechanismus bewirkt durch starke Membranverdickung innerhalb derselben. Und doch liefert diese gleichsinnige Umbildung in jedem einzelnen Falle ein Anpassungsprodukt, das trotz der allen gemeinsamen physiologisch-histologischen Hauptcharaktere in nebensächlichen Merkmalen seine Verwandtschaft zum Ausdrucke bringt. Aber gerade in ihrem Unvermögen der histologischen Umprägung dieser von der Anpassung nicht berührten Merkmale zeigt uns die Pflanze die Punkte, wo die phylogenetische Betrachtung einzusetzen hat.

Nach den bei den *Juncaceen* gemachten Erfahrungen war zu erwarten, daß die Familie der *Restionaceen,* welche trotz ihres infolge extrem xerophytischer Anpassung eigenartig komplizierten anatomischen Aufbaues deutliche, wenn auch entfernte Verwandtschaftsbeziehungen zu den *Cyperaceen* zeigt,[1]) auch im Bau des Spaltöffnungsapparates manche Anklänge an diese aufweisen dürfte. Wie die Untersuchung

[1]) Wenn Pax in seiner Bearbeitung der *Cyperaceen* (in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. II 2 p. 104) denselben die seinerzeit schon von R. Brown (Verm. Schriften I 1825 p. 105 und 106) ausgesprochenen Beziehungen zu den *Restionaceen* auf Grund der Merkmale der Samenlage abspricht, so dürfte dies wohl zu weit gegangen sein. Einerseits zeigen die letzteren zu den *Cyperaceen* Beziehungen in ihren Blütenmerkmalen andererseits zu den *Gramineen* in ihren Blattscheiden und die wenn auch nur vereinzelt auftretende Ligula (Restio complanatus, graminifolius, vgl. Masters,

Pfitzers,[1]) Tschirchs[2]) und Gilgs[3]) gezeigt haben, finden sich im Bau dieses Apparates auch tatsächlich im wesentlichen die Hauptcharakterzüge des bei den *Gramineen* und *Cyperaceen* herrschenden Typus, nämlich vor allem Membranverdickung und dadurch bedingte Einschränkung des Lumens in der mittleren Region der Schließzellen (vgl. Gilg l. c. Taf. VIII fig. 6, Taf. IX fig. 6 Längsschnitte, Pfitzer l. c. Taf. XXXVII fig. 7, Gilg, Taf. VII fig. 4, Taf. VIII fig. 5 und 7 Querschnitte). Ja selbst in der Obenflächenansicht kehrt die von den *Gramineen* her bekannte Reduktion der sichtbaren Teile der Schließzellumina auf je zwei birnförmige Konturen in unserer Familie wieder (vgl. Pfitzer Taf. XXXVII fig. 4). Die bei den *Gramineen* häufige Rückbildung der Hinterhofleiste im medianen Querschnitte sowie der regelmäßige Besitz von Nebenzellen sind auch hier vorherrschend (vgl. Pfitzer Taf. XXXVII fig. 1, 4, 5, 7 usw., Gilg Taf. VII fig. 3, Taf. VIII fig. 7). Rücksichtlich des letzteren Merkmales weichen sie im speziellen hauptsächlich durch die Vermehrung der in den Dienst des Apparates gezogenen Nebenzellen wesentlich ab (vgl. Pfitzer Taf. XXXVII fig. 4). Auch hier zeigt wieder gerade der Spaltöffnungsapparat die erwarteten Berührungsprodukte, welche ich schon deshalb nicht als ausschließlich auf Rechnung der Anpassung zu setzende Konvergenz betrachten möchte, weil sich die höchst komplizierten, sonst so vereinzelt dastehenden, originellen Nebeneinrichtungen, die in den Dienst des Apparates getreten sind und auf den ersten Blick oft ganz unvermittelt zu sein scheinen, ohne wesentliche Umänderung der Hauptcharaktere eines Typus herausgebildet haben, welcher einer gleichsinnigen Anpassung auch bei den ihrer Herkunft nach verwandten *Gramineen* und *Cyperaceen* jedenfalls seine Entstehung verdankt.

Der Muscineentypus.[4])

Die günstigen Ergebnisse, welche die Untersuchung der beiden vorhergehenden Typen für die phyletische Bedeutung des Spaltöffnungs-

Restiaceae in De Candolle's Monogr. phanerog. I p. 220). Jedenfalls stellen sie einen Typus dar, welcher schon frühzeitig von den gemeinsamen *Liliiflоren*vorfahren divergierend in Anpassung an extreme Lebensbedingungen und später auch geographisch ziemlich isoliert, seine eigenen Wege gegangen ist, ohne gewisse den Vertretern der niederen *Glumifloren*reihen zukommende Organisationsmerkmale gänzlich zu verwischen.

[1]) Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. II. Über das Hautgewebe einiger Restionaceen. Pringsh. Jahrb. VII 1869—70 p. 561 ff.

[2]) Tschirch in Linnaea 43. Bd. N. F. IX 1880—1882.

[3]) Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerofilen Familie der Restiaceae. Engler's bot. Jahrb. XIII 1891 p. 573—580.

[4]) Wichtigste allgemeine Literatur: Schimper, Recherches anatomiques et

apparates ergaben, ließen erwarten, daß auch die Unterabteilung der *Bryophyten* nach dieser Richtung hin ein ähnliches Resultat liefern dürfte und dies um so mehr, als sich innerhalb derselben mehrere Formenkreise infolge selbständiger, divergierender Entwicklung zu Klassen herausgebildet haben, welche gegenwätig eine nach außen hin ziemlich abgeschlossene, innerlich einheitliche, isolierte Stellung einnehmen wie z. B. die *Polytrichaceen*, *Anthocerotaceen* usw. Die *Bryophyten* sind für unsere Betrachtung aber auch noch aus dem weiteren Grunde besonders wertvoll, weil sie die am tiefsten stehenden Cormophyten darstellen, welche phylogenetisch zuerst in den Besitz eines echten Spaltöffnungsapparates gelangt sind und uns selbst in ihren rezenten Vertretern, wenn auch nur in lapidaren Grundzügen ahnen lassen, wie sich die Natur mit der ersten Notwendigkeit, einen derartigen Apparat auszubilden, abgefunden hat. Welch hohes phylogenetisches Interesse sich an diese Frage knüpft und wie weit dasselbe durch die vorliegenden Unterrichtsergebnisse seine Befriedigung findet, soll im vierten Abschnitte ausführlicher dargelegt werden. Hier muß ich mich darauf beschränken, nur die wichtigsten jener Tatsachen hervorzuheben, welche zeigen, daß auch innerhalb der Moose der Spaltöffnungsapparat das Ausdrucksmittel verwandtschaftlicher Beziehungen ist, das heißt, daß die in diesem Apparate sich aussprechende Konvergenz ohne Rücksicht auf eventuelle sonstige Anpassung mit anderen systematisch wichtigen Merkmalen bis zu einem gewissen Grade parallel läuft.

Für den vorliegenden Zweck kommen in erster Linie bloß die Laubmoose in Betracht, von den Lebermoosen bloß die *Anthocerotaceen* als einzige Familie der *Hepaticae*, deren Sporophyt durch den Besitz echter Spaltöffnungen ausgezeichnet ist. Bei der reichen Gliederung der Laubmoose in zahlreiche Familien, welche sich wieder zu größeren Gruppen vereinigen, ist zu erwarten, daß sich innerhalb des Gesamtbereiches derselben wohl mehrere Bautypen vorfinden werden, während andererseits die Einheitlichkeit des Bauplanes, welche

---

physiologiques sur les mousses, Straßb. 1848 Taf. VIII; Magdeburg, Die Laubmooskapsel als Assimilationsorgan. Inauguraldiss., Berlin 1886; Haberlandt, Das Assimilationssystem der Laubmoossporogonien, Flora 1886 p. 45 ff., Beiträge zur Anatomie und Physiololgie der Laubmoose, Pringsh. Jahrb. XVII 1886 Taf. XXVI und Physiolog. Pflanzenanatomie II. Aufl. 1896 p. 390—391; Vaizey, On the anatomy and development of the sporogonium of the mosses, Journ. of the Linn. Soc. London XXIV 1888, p. 262 ff. pl. X; Bünger, Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapsel, Botan. Zentralbl. 1890 XLII, II. Quart. p. 193 ff. Abb. p. 261; Campbell, The structure and development of the mosses and ferns 1895; Nawaschin, Über die Sporenausschleuderung bei den Torfmoosen, Flora 1897 p. 151—159 Taf. IV; Copeland l. c. p. 336—338, 348.

das große Heer dieses umfangreichen Formenkreises beherrscht, wieder auf eine Reihe gemeinsamer Züge schließen läßt, die für denselben charakteristisch sind. Begreiflicherweise werden bei der vielfach verschlungenen Phylogenie der Laubmoose, bezüglich deren spezieller Erkenntnis wir über die Anfangsgründe noch lange nicht hinaus sind, diese gemeinsamen Züge nicht auf zahlreiche Gattungen derselben gleichmäßig verteilt sein; denn gerade das Durchlüftungssystem und mit ihm vor allem der Spaltöffnungsapparat mußte in der Geschichte der Anpassung derselben an das Landleben am empfindlichsten in Mitleidenschaft gezogen worden sein und demgemäß durch spezielle Anpassung umgeprägt gar oft seinen ursprünglichen Typus verändern. Daß aber trotz alledem in dem reichgegliederten Formenkreis der Laubmoose dieser Apparat beinahe durchwegs einen einheitlichen Typus zeigt, der sich mit wenigen Ausnahmen als für diese charakteristisch erweist, ist ein weiterer Beweis für die hohe phyletische Bedeutung desselben, die hiermit wohl für den Gesamtstamm der Cormophyten verallgemeinert werden darf.

Daß dieser Typus nicht annähernd so einheitlich sein kann wie z. B. jener der *Gramineen* versteht sich bei der heterogenen Gliederung unseres Formenkreises von selbst. Der Ausdruck „*Muscineen*-typus“ in der folgenden Tabelle III soll auch nur eine zusammenfassende Kollektivbezeichnung einer histologischen und phylogenetischen Mehrheit sein, welche zwar mehrere morphologische Einheiten niedrigerer Ordnung in sich schließend doch in einer Reihe von Merkmalen ein einheitliches Gepräge aufweist und ist generell keineswegs einem *Gymnospermen*- oder *Gramineen*typus gleichwertig: er ist nur der vorläufige Ausdruck der Lückenhaftigkeit unserer diesbezüglichen histologischen Kenntnisse, und es muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, diese Mehrheit in mehrere in sich abgeschlossene Einheiten aufzulösen, als deren eine wir jetzt schon z. B. den *Polytrichaceen*typus abtrennen können. Dies ist jedoch nur auf Grund genauer histologischer Untersuchung möglichst zahlreicher, systematisch klargestellter Vertreter einer verwandtschaftlich erwiesenermaßen zusammengehöriger Gruppe möglich, eine Aufgabe, die uns gerade die besten Formenkenner begreiflicherweise schuldig bleiben, da sie für die praktischen Zwecke der Artunterscheidung überflüssig ist und die darauf verwendete Mühe in keinem Verhältnisse zu dem gewöhnlich erwarteten Erfolg steht. Für systematische Zwecke genügt im Rahmen der übrigen systematisch wichtigen Merkmale vor allem der Grad der Einsenkung, für den die beschreibenden Bryologen eine Reihe

von Kunstausdrücken aufgestellt haben, von denen in der vorliegenden Darstellung abgesehen wurde, da sie in histologischer Beziehung nicht einwandfrei sind und durch die Einsenkung der eigentliche morphologische Typus der Schließzellen nicht berührt wird, auf den es ja hier ankommt. Ich habe mich daher in dem oben p. 33—34 gegebenen Literaturverzeichnisse und in Tabelle III in erster Linie an die genaueren histologischen Spezialuntersuchungen gehalten. Eine vollständige Aufzählung aller jener Abbildungen, welche die Hochflut der rein beschreibenden Bryologie nach dieser Richtung in sich birgt, liegt weder im Bereiche meiner Kenntnisse noch im Interesse der Sache, da es sich in derselben im günstigsten Falle zumeist um brauchbare Oberflächenansichten handelt, die selbst bei genauester Wiedergabe nur in den wenigsten Fällen für die morphologische Gesamtbeurteilung des Apparates hinreichen, häufig jedoch handelt es sich um unvollkommene oder unrichtige Abbildungen. In diesem und nur in diesem Sinne mag die folgende Tabelle III aufgefaßt und benutzt werden.

Tabelle III.

Der Muscineentypus und seine Variationen.

I. Klasse. Musci, Laubmoose.[1])

1. Ordnung. Bryales.

Unterordnung Eubryales.

1. Reihe. Acrocarpi.

a) Cleistocarpi.

Fam. **Phascaceae.** Phascum cuspidatum Kienitz-Gerloff, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel usw., Bot. Zeit. 1878 Taf. I fig. 19b—c.
Ph. tetragonum Haberlandt l. c. fig. 20.

b) Stegocarpi.

Fam. **Pottiaceae.** Tortula Velenovskyi, Schiffner in Nov. Act. Leop. Carol Ac. 1893 Taf. XVII fig. 23.
Barbula subulata Bünger l. c. p. 261 fig. 4.
Fam. **Fissidentaceae.** Fissideus adiantoides Bünger l. c. fig. 19, 20, 22, 23.
Fam. **Grimmiaceae.** Grimmia pulvinata Bünger l. c. fig. 13.
Fam. **Orthotrichaceae.** Ulota crispa Bünger l. c. fig. 6.
Orthotrichum affine Bünger l. c. fig. 11, Haberlandt l. c. fig. 12.

[1]) Systematische Anordnung nach v. Wettstein's Handbuch II 1 p. 27 ff.

O. anomalum Bünger fig. 9—10.
O. leiocarpum Limpricht-Rabenhorst l. c. Laubmoose I p. 46 fig. 23.
O. leucomitrium das. fig. 24.

Fam. **Splachnaceae.** Splachnum ampullaceum Haberlandt l. c. fig. 10—11.
S. vasculosum Vaizey l. c. Taf, X fig. 16.

Fam. **Funariaceae.** Funaria hygrometrica Schimper Rech. fig. 17—21, Haberlandt fig. 7—6, Vaizey fig. 19, Bünger fig. 2, Campbell p. 204 fig. 101, Copeland fig. 3—4.

Fam. **Bryaceae.** Leptobryum pyriforme Brotherus in Engler-Prantl. Bryeae p. 545 fig. 408 E.
Pohlia erecta Harald Lindberg das. p. 546 fig. 409 c.
P. pulchella das. Brotherus l. c. p. 553 fig. 414 D.
Mniobryum atropurpureum. Harald Lindberg das. p. 553 fig. 414 N.
Bryum uliginosum Bünger fig. 5.
Webera elongata Haberlandt fig. 6.

Fam. **Mniaceae.** Muium cuspidatum Haberlandt l. c. fig. 1—5 und Phys. Pflanzenanat. II. Aufl. p. 390—391.
Mn. hornum Vaizey fig. 26—27.

Fam. **Meesiaceae.** Meesia longiseta Haberlandt fig. 16.

Fam. **Aulacomniaceae.** Aulacomnium androgynum Bünger fig. 12.

Fam. **Polytrichaceae.** Polytrichum commune Schimper Rech. fig. 22—23, Vaizey fig. 20—23.
P. formosum Vaizey fig. 17—18.
P. gracile Bünger fig. 1.
P. juniperinum Haberlandt fig. 17, Bünger fig. 16—18.
P. piliferum Haberlandt fig. 19.
Dawsonia polytrichoides Schimper Rech. fig. 24, 26.
Lyellia crispa das. fig. 25.

Fam. **Buxbaumiaceae.** Buxbaumia aphylla Bünger fig. 7—8.
B. indusiata das. fig. 21.

2. Reihe. Pleurocarpi.

Fam. **Hypnaceae.** Brachythecium rutabulum Bünger fig. 14—15.
Rhynchostegium murale Haberlandt fig. 13—15.
Hypnum cuspidatum Bünger fig. 3.

2. Ordnung. Sphagnales.

Einzige Fam. **Sphagnaceae.** Sphagnum acutifolium Haberlandt fig. 21—22.
S. cymbifolium Schimper, Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose usw. 1858 Taf. XI fig. 27—29, Haberlandt fig. 23.
S. squarrosum Nawaschin l. c. Taf. IV fig. 6—9.

II. Klasse. Hepaticae, Lebermoose.

3. Ordnung. Anthocerotales.

Einzige Fam. **Anthocerotaceae.** Anthoceros spec. Vaizey fig. 24—25.
A. laevis Leiteb, Untersuch. über die Lebermoose V

1879 t. I fig. 12, Campbell l. c. p. 136 fig. 65, v. Wettsteins Handb. II 1 p. 49 Abb. 148 fig. 4, Goebel, Organographie II. Bd. p. 318 fig. 212.

A. punctatus Copeland fig. 34—35.

A. Husnoti — Taf. I fig. 16.

Damit gehe ich an die Hervorhebung einiger histologischer Tatsachen, welche zwar als solche schon länger bekannt sind, aber meines Erachtens noch nicht jene Würdigung gefunden haben, welche sie in systematischer Beziehung verdienen. Vor allem wären zwei Einrichtungen hervorzuheben, welche bei den übrigen Pflanzen nicht oder höchstens als abnorme Ausnahmsfälle auftreten, nämlich Einzelligkeit des eigentlichen aktiv beweglichen Bestandteiles des Apparates und Zusammensetzung desselben aus mehr als zwei Zellen. Einzellige Spaltöffnungen entstehen bekanntlich durch Fusionierung der beiden Schließzellen infolge von Auflösung ihrer trennenden Polmembranen. Von besonderem Interesse ist hierbei die Tatsache, daß diese Erscheinung keine spezielle Neuerwerbung einer isolierten Formengruppe darstellt, sondern gleichzeitig in sehr entfernt stehenden Verwandtschaftskreisen auftreten kann. Sie findet sich nämlich einerseits bei den *Physcomitrellaceae*, einer sehr tiefstehenden, mit den *Ephemeraceae* nahe verwandten Familie (*Physcomitrella* Bünger l. c. p. 194, 198), andererseits bei den *Funariaceae* (*Funaria* Haberlandt l. c. 1886 p. 461—465 und Bünger l. c. p. 194 und p. 259 bis 260, *Physcomitrium* Bünger l. c. p. 194) und den *Buxbaumiaceae* (*Buxbaumia* Bünger l. c. p. 194). Von mehrzelligen Spaltöffnungen sind zunächst die dreizelligen hervorzuheben. Diese finden sich z. B. bei den *Mniaceen* wo sie Haberlandt (l. c. 1886 t. XXVI fig. 3) für *Mnium cuspidatum* nachwies und bei den *Hypnaceen*, nachgewiesen für *Brachythecium rutabulum* von Bünger (l. c. fig. 15). Außer den dreizelligen kommen aber auch vierzellige Apparate vor. Sie finden sich bei den beiden eben genannten Formen (Haberlandt fig. 5 und Bünger fig. 14) überdies aber besonders häufig bei den *Polytrichaceen*, wo sie Haberlandt und Bünger für *Polytrichum juniperinum* (Haberlandt fig. 18, Bünger fig. 16—18) und Schimper für *P. commune* nachwies (Rech. Taf. VIII fig. 22). Wie die Einzelligkeit kehrt also auch die Mehrzelligkeit des Apparates in verschiedenen Formenkreisen wieder und die Untersuchung neuer Verwandtschaftskreise wird sicherlich noch eine weitere Verbreitung derselben nachweisen können.

Ein weiterer gemeinsamer Zug ist der fast allgemein verbreitete Mangel einer bestimmten und scharfen Ausprägung der Vor- und Hinterhofleisten (Ausnahmen hiervon sind *Mnium*

cuspidatum Haberlandt fig. 1, *Orthotrichum affine* fig. 12, *Phascum tetragonum* fig. 20). Nach dieser Richtung hin zeigen die verschiedensten Gattungen die weitgehendste Übereinstimmung derart, daß sehr häufig eine Unterscheidung ganz unmöglich ist. Man vergleiche zu diesem Zwecke Bünger l. c. fig. 3 *Hypnum cuspidatum* mit fig. 5 *Bryum uliginosum*, fig. 4 *Barbula subulata* mit fig. 6 *Ulota crispa*, fig. 11 *Orthotrichum affine* und 12 *Aulacomnium androgynum* mit fig. 13 *Grimmia pulvinata* usw. Wie aus der Verbreitung der eben charakterisierten allgemeinen Züge hervorgeht, hat sich der Spaltöffnungsapparat der Laubmoose trotz seiner sonstigen speziellen auf Anpassung zurückführbaren Umprägung gewisse Charaktere erblich erhalten, welche der klare Ausdruck der verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit des im einzelnen reichgegliederten Formenkreises sind. Außerdem spricht sich die phyletische Bedeutung des Apparates noch besonders darin aus, daß auch die selbständige oder isolierte Stellung gewisser Formgruppen im Bau desselben ihr Analogon findet. Besonders klar treten diese Beziehungen unter den Laubmoosen bei der Familie der *Polytrichaceen*, den *Buxbaumiaceen* und *Sphagnaceen*, unter den Lebermoosen bei *Anthoceros* zutage. Von den ersteren sind die Gattungen *Polytrichum*, *Dawsonia* und *Lyellia* daraufhin untersucht. Wie ein Vergleich der in obiger Tabelle zitierten Abbildungen von *Polytrichum commune*, *P. formosum*, *P. gracile*, *P. juniperinum* und *P. piliferum*, *Dawsonia polytrichoides* und *Lyellia crispa* zeigt, sind für sämtliche daraufhin untersuchte Vertreter dieser Familie gewisse Merkmale der Stomata charakteristisch. Die Schließzellen sind im Querschnitte parallel zur Oberfläche breitgedrückt, ihr Lumen erscheint daher mehr oder weniger unregelmäßig elliptisch bis birnförmig, wobei die Längsachse desselben parallel zu den Außen- und Innenwänden verläuft, also tangential im Verhältnis zur Kapsel. Der Porus zeigt nicht nur keine Gliederung in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof, sondern ist in mittlerer Höhe sogar deutlich erweitert. Diese „Spaltöffnungen ohne Zentralspalte" wie sie Haberlandt treffend bezeichnet (l. c. p. 465), stehen jenen der übrigen Laubmoose ebenso isoliert gegenüber wie die *Polytrichaceen* überhaupt. Es wäre einer vergleichenden Untersuchung wert, festzustellen, inwieweit dieser Typus auch bei den übrigen noch nicht daraufhin untersuchten Arten und Gattungen dieser Familie verbreitet ist. Die Konstanz dieses Typus bei sämtlichen untersuchten Arten der Gattung *Polytrichum* ist deshalb von besonderem Interesse, weil, wie Bünger (l. c. p. 197) gezeigt hat, die Sporogone der an verschiedenen Standorten vorkommenden Arten

diesen Standorten entsprechende Anpassungen aufweisen, die vor allem die Tiefe der die Spaltöffnungen beherbergenden Querrinne und die Erstreckung der Calyptra betreffen. So ist diese Rinne „bei den ausgesprochen trockenheitliebenden Arten, *P. piliferum* und ähnlich bei *P. juniperinum* äußerst eng, dabei aber tief, fast wie ein zusammengefaltetes Blatt Papier, während bei den an feuchteren Standorten vorkommenden Arten, wie *P. commune*, diese Rinne nur noch als muldenartige Vertiefung erscheint, die schließlich bei *P. gracile* ganz flach wird. Ebenso zeigen sich auch in der Bildung der Calyptra bemerkenswerte Unterschiede. Bei den ersterwähnten Arten geht sie dicht geschlossen über die ganze Kapsel herab und legt sich häufig noch eng an die Seta an, während sie z. B. bei *P. gracile* nur in zerschlitzten Streifen kaum bis in die Region der Spaltöffnungen herabreicht und diese Streifen streben dann noch unter dem Einfluß von Licht und Trockenheit von der Kapsel zurück und stehen schließlich wie ein aufgespannter Regenschirm um die Spitze des Deckels herum. Auch die Farbe der Calyptra (weiß, grün, braungelb) dürfte für derartige Verhältnisse nicht ohne Belang sein.“ Trotz alledem bleibt der morphologische Typus der Schließzellen selbst dabei vollkommen unberührt.

Der Spaltöffnungsapparat der *Polytrichaceen* ist aber auch noch in anderer Hinsicht interessant, weil er uns zeigt, daß auch die Fusionierung der Schließzellen für die Erhaltung des morphologischen Typus von keiner Bedeutung ist.[1]) Denn wie schon Schimper gefunden hat und später Haberlandt entwicklungsgeschichtlich nachwies, kommen bei *P. commune* und *juniperinum* neben den normalen zweizelligen und mehrzelligen auch Stomata mit fusionierten Schließzellen vor. Diese erwähnte Unabhängigkeit des sonstigen histologischen Baues von der Fusionierung der Schließzellen findet ihr weiteres Analogon in der Gattung *Buxbaumia.* Hier erscheint es auf den ersten Blick befremdend, daß die beiden Arten *Buxbaumia aphylla* und *indusiata,* die in den meisten anatomischen Merkmalen miteinander übereinstimmen, im Bau der Spaltöffnungen dadurch abweichen, daß erstere fusionierte Schließzellen, letztere hingegen normal zweizellige Stomata besitzt. Im Querschnitte zeigen hingegen, wie Bünger nachgewiesen hat, beide dasselbe Verhalten (l. c. p. 198—199). Ebenso wie bei *Polytrichum* bleibt auch hier das Charakteristische des Typus gerade in der für die Erkenntnis desselben besonders wichtigen Querschnittsansicht von der Fusionierung unberührt.

[1]) Auch die Mechanik des Apparates wird dadurch weiter nicht beeinträchtigt (vgl. Haberlandt l. c. p. 465).

Eine weitere Übereinstimmung im Spaltöffnungsapparate zeigen auch die nach außen systematisch gut abgeschlossenen *Sphagnaceen*. Die in der Literatur vorliegenden neueren Angaben Haberlandts und Nawaschins, welche sich auf *Sphagnum acutifolium, cuspidatum, cymbifolium* und *squarrosum* beziehen, führen im Gegensatze zu den älteren Angaben Schimpers übereinstimmend an, daß wir es hier mit „Spaltöffnungen ohne Spalte“ zu tun haben. Dabei kann die Querschnittsansicht des Apparates im wesentlichen dasselbe Bild geben wie eine Polansicht bei höheren Pflanzen, also zwei dünnwandige durch eine senkrechte Scheidewand voneinander getrennte Zellen zeigen. Und zwar kann die Scheidewand von gleicher Höhe mit den beiden Schließzellen (*S. acutifolium*, Haberlandt fig. 21—22) oder aber kaum mehr als halb so hoch wie die benachbarten Oberhautzellen sein (*S. cymbifolium* das. fig. 23). Im letzteren Falle erscheint dann die Außenwand der Schließzellen fast S-förmig abwärts gebogen. Bei *Sphagnum squarrosum* hingegen ist die Scheidewand d. h. Bauchwand zwar normal hoch, aber die beiden Schließzellen sind fast bis zur Innenwand voneinander getrennt (vgl. Nawaschin Taf. IV fig. 6).

Unter den Lebermoosen zeigt dasselbe die Gattung *Anthoceros*, deren Spaltöffnungsapparat, wie im IV. Abschnitt gezeigt wird, im Bereiche der *Bryophyten* in histologischer Beziehung den Höhepunkt darstellt. Die beiden, bisher untersuchten Arten *A. laevis* und *A. punctatus*, denen noch die von mir untersuchte *A. Husnoti* beizuzählen ist (Taf. I fig. 16), stimmen in allen charakteristischen Merkmalen der normal funktionierenden Stomata überein.

Die im vorhergehenden an der Hand dreier Typus gewonnenen Ergebnisse ließen sich noch für eine große Anzahl anderer Verwandtschaftsreihen nachweisen, deren vollständige Behandlung außerhalb des Rahmens dieses Buches liegt. Um jedoch die Verbreitung dieser Resultate nur kurz zu charakterisieren, sei im folgenden in Kürze auf einige weitere Fälle verwiesen, welche absichtlich dem Gebiete der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen entnommen sind und zwar zur Bekräftigung der Berechtigung einer Verallgemeinerung derselben für den Stamm der Cormophyten überhaupt. Ich bin fest überzeugt, daß uns zukünftige Untersuchungen, welche mit gleichmäßiger Berücksichtigung der histologischen und systematischen Seite unserer Frage vorgehen, für die weitesten Kreise verwandtschaftlich zusammengehöriger Formen die Gültigkeit der vorläufig bloß für eine beschränkte Anzahl nachgewiesenen Gesichtspunkte in gleichem Maße bestätigen werden.

Da ist vor allem die Familie der *Equisetaceen* mit ihrer einzigen Gattung *Equisetum* hervorzuheben, deren System selbst nach der neuesten Bearbeitung in seinen Hauptzügen beinahe ausschließlich auf den Bau des Spaltöffnungsapparates gegründet ist.[1]) Bekanntlich besitzt die auch sonst nach außen hin gut abgegrenzte Gattung *Equisetum* einen Spaltöffnungsapparat, der nicht nur in einer bestimmten Kombination von Merkmalen sämtlichen Arten zukommt, sondern auch bei einzelnen Arten innerhalb des Rahmens dieses Typus geringe Unterschiede zeigt.[2]) Wenn auch dieselben im allgemeinen begreiflicherweise mehr quantitativer als qualitativer Natur sind, sind sie ausgezeichnet geeignet, um für systematische Zwecke herangezogen zu werden. Mit vollem Rechte hat daher Milde, der Monograph der Gattung, dem wir die Grundlage ihres Systems verdanken, den Merkmalen dieses Apparates volle Aufmerksamkeit geschenkt und die ausschlaggebenden Charaktere desselben in die Diagnosen der einzelnen Spezies regelmäßig einbezogen. Einen weiteren Fall stellt die Gattung *Lycopodium* dar, deren Spaltöffnungsapparat, wie namentlich Erikson und Linsbauer[3]) gezeigt haben, bei sämtlichen daraufhin untersuchten Arten einem und demselben Typus angehört, dessen Hauptmerkmale ein deutliches inneres Hautgelenk und teilweise Verholzung der Innen- oder Innen- und Außenwand sind. Bezüglich der übrigen Einzelheiten desselben sei auf die zitierten Arbeiten verwiesen.

Im Bereiche der *Angiospermen* sind unter den *Monocotylen* außer den früher bereits besprochenen *Gramineen*, *Cyperaceen*, *Juncaceen* und *Restionaceen* innerhalb der *Liliaceen* die Gattungen *Nolina* und *Dasylirion* (im weiteren Sinne) als Gattungen anzuführen, für deren Systematik ein weiteres eingehenderes Studium des Spaltöffnungsapparates noch manchen schönen Frfolg verspricht.[4]) Wie ein

---

[1]) Vgl. Sadebeck in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. I 4 1902 p. 545—546.

[2]) Vgl. Sanio, Untersuchungen über die Epidermis und Spaltöffnungen der Equiseten Linnaea 29 1857/58; Strasburger in Pringsh. Jahrb. V 1866/67 und Botan. Praktikum IV. Aufl. 1902 p. 177—179; Milde, Monographia Equisetorum in Nov. Act. Leopold. Carol. 1866 Taf. V, X, XII, XIII, XV etc.; De Bary, vgl. Anatomie 1877 p. 76 u. 77; Luerssen in Rabenhorsts Kryptogamenflora 1889 III p. 638—641; Campbell, Mosses and Ferns 1895 fig. 232 p. 445; Sadebeck l. c. p. 529 u. 530; Copeland, l. c. p. 352, Taf. XIII fig. 45 u. 46.

[3]) Erikson, Bidrag till kännedomen om Lycopodiné bladens anatomi (Gradual-Disput. Acta univ. Lund, XXVIII 1892, Arb. frau Lunds botaniska institution, XII; Linsbauer, Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger tropischer Lycopodien. Sitzungsber. d. kais. Akademie d. Wissensch. Wien. Mathem. naturw. Klasse CVII Abt. I 1898 und „Zur Verbreitung des Lignins bei den Gefäßkryptogamen", Östrr. Botan. Zeitschr. 1899 p. 322. Daselbst die weitere Literatur.

[4]) Vgl. Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse

Vergleich der in Fußnote 4 zitierten Abbildungen mit Taf. IV fig. 7 (*Dasylirion acrotrichum*) zeigt, sind die im Bau dieses Apparates beziehungsweise seiner Nebenapparate liegenden Unterschiede derart, daß sich die einzelnen Arten ganz gut dadurch charakterisieren lassen.

Innerhalb der *Monocotylen* ist hier weiters die Familie der *Commelinaceen* zu erwähnen, die, wie mir eine kursorische vergleichende Untersuchung des Spaltöffnungsapparates gezeigt hat, einen Stomatypus besitzt, der in seiner Konstanz dem *Gramineentypus* ruhig an die Seite gestellt werden kann. Meine Untersuchung erstreckte sich auf folgende Arten: *Palisota Barteri Hook.* f., *Palisota* spec., *Commelina* spec., *C. coelestis Willd. Cochliostema odoratissimum Lem.*, *Dichorisandra Siebertii hort.*, *D. cuprea hort.*, *D. thyrsiflora Mik.*, *Tradescantia virginica L.*, *T. discolor Rafin.*, *T. viridis hort.*, *Campelia zanonia (L.) H. B. K.*, *Zebrina pendula Schnizl.* Die Hauptmerkmale betreffen hier die Oberflächenansicht und zwar die Zahl und Stellung der herangezogenen Nebenzellen. Aber auch der Bau der Schließzellen zeigt die weitgehendste Übereinstimmung. Wie bereits aus den Abbildungen Strasburgers (l. c. 1866—67, Pringsh. Jahrb. V. Taf. XLII fig. 146—150 *Tradescantia zebrina*, fig. 151 bis 155 *Commelina coelestis*, Praktikum IV. Aufl. 1902 p. 169 fig. 74, *Tradescantia virginica*) und dé Bary's (l. c. p. 43 fig. 13 c *Commelina coelestis*) hervorgeht, ist das Schließzellenpaar durch den Besitz von mindestens vier Nebenzellen charakterisiert, wobei je eine der Nebenzellen seitlich von den Schließzellen und an den beiden Polen auftritt. Auch ein drittes Paar Nebenzellen kann auftreten, deren je eine seitlich von den Schließzellen angelagerten Nebenzellen gelegen ist. Die angeführten, von mir daraufhin untersuchten Arten haben diese Angaben und damit die weitgehende Konstanz dieses „*Commelinaceen*typus" vollauf bestätigt. Die eben charakterisierte Oberflächenansicht ist in der Tat so auffallend, daß jede *Commelinacee* auf den ersten Blick daran zu erkennen ist. Im feineren histologischen Bau zeigen die Stomata alle charakteristischen Merkmale des bei den *Liliifloren* herrschenden Normaltypus.

Weiters wäre hier die monocotyle Familie der *Eriocaulaceen* zu erwähnen, welche, wie Ruhland gezeigt hat,[1]) einen innerhalb der Familie einheitlichen Spaltöffnungstypus aufweist, der wie aus seiner

---

II. Aufl. 1856 Taf. IV fig. 9 *D. graminifolium* und Pirotta, Sulla struttura delle foglie dei Dasylirion. Ann. del R. Istituto Botan. di Roma III 1888 p. 170 ff u. Taf. XX fig. 4 *D. glaucophyllum*, Taf. XXI fig. 7 *D. longifolium* (*Nolina longifolia*); Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie II. Aufl. 1896 p. 397 fig. 161 B. *D. filifolium*.

[1]) Ruhland, Eriocaulaceae in Engler's Pflanzenreich 1903 p. 5 b.

Darstellung zu entnehmen ist, aus einem Anpassungsmerkmal zum Organisationsmerkmal geworden ist.

Unter den Dicotyleen zeigt die Gattung *Acacia*, wie ich mich durch Untersuchung mehrerer Arten überzeugen konnte, im Bau der Stomata ihrer Phyllodien einen auffallend einheitlichen Typus, innerhalb welchen bei den einzelnen Arten geringe quantitative Unterschiede auftreten, wie ein Vergleich von *Acacia heterophylla* Taf. III fig. 13 mit *Acacia leprosa* (Schwendener, Bau d. Mechanik usw. 1—2) lehrt. Für diese so reich gegliederte Gattung wäre eine umfassende Untersuchung nach dieser Richtung hin in hohem Grade wünschenswert. Innerhalb der *Mytraceen* hat neuerdings Mielke[1]) für eine größere Anzahl von Arten der Gattung *Eucalyptus* einen trotz gewisser spezifischer Abweichungen übereinstimmenden Bau des Spaltöffnungsapparates nachgewiesen (vgl. Mielke l. c. fig. 2E. *Eucalyptus Raveretiana* und 3 *E. incrassata* und Tschirch in Linnaea N. F. IX. H. 3. Bd. Taf. II fig. 12 *E. dumosa* und fig. 14 *E. gigantea*, sowie dessen zahlreiche auf diese Gattung bezügliche Angaben p. 175, 228, 229, 234, 236, 237 usw.). Die von Tschirch und Mielke gemachten Beobachtungen konnte ich für *E. pulverulenta* und *E. robusta* bestätigen. Eine weitere Untersuchung dieser Gattung nach dieser Richtung wäre auch deshalb besonders dankbar, weil dieselbe gerade in histologischer Beziehung auch durch ein anderes phyletisch bedeutsames Merkmal ausgezeichnet ist; nämlich durch einen Entleerungsapparat innerer Drüsen, welcher, wie ich gezeigt habe, [2]) seinem abweichenden Bauplan nach, bis jetzt außerhalb der Familie der *Myrtaceen* nirgends gefunden wurde. Diese Tatsache findet eine schöne Analogieerscheinung in der Beobachung Haberlandts,[3]) daß die *Rutaceen* in allen von diesem Autor daraufhin untersuchten Gattungen ebenfalls einen Entleerungsapparat aber nach einem ganz anderen Bauplane ausbilden, der wieder für diese Familie charakteristisch ist. Durch diese Tatsachen erhält die schon frühzeitig erkannte, von Solereder neuerdings mit Recht betonte[4])

[1]) Mielke, Anatomische und physiologische Beobachtungen an den Blättern einiger Eucalyptusarten. Jahrb. der Hamburgischen Wissensch. Anstalten IX 2 (Arbeiten d. Bot. Museums) 1892. Vgl. überdies Briosi, Intorno alla anatomia delle foglie dell' Eucalyptus globulus Lab., Atti dell. Istit. botan. della R. universitá Pavia Milano 1892.

[2]) Porsch, Über einen neuen Entleerungsapparat innerer Drüsen. Österr. bot. Zeitschr. 1903.

[3]) Haberlandt, Über den Entleerungsapparat der inneren Drüsen einiger Rutaceen, Sitzungsber. d. Wiener Akademie CVII 1898.

[4]) Solereder l. c. p. 7 u. 922.

hohe phyletische Bedeutung der Drüsenmerkmale eine weitere Stütze.

Daß der Bau des Spaltöffnungsapparates selbst bei der Deutung fossiler Pflanzenreste eine wertvolle Stütze bilden kann, hat neuerdings Knoll gezeigt, welcher nachwies, daß der von Unger als „*Potamogeton Morloti*" beschriebene Blattabdruck einer fossilen *Loranthacee* angehört, wobei nebst anderen Merkmalen auch der an Mikrotomschnitten studierte Bau der Spaltöffnungen eine willkommene Handhabe zur Bestimmung lieferte.[1] Die übrigen mir bekannt gewordenen, bisher in der Literatur vorliegenden Angaben beschränken sich fast ausschließlich auf unvollständige Oberflächenansichten, welche für die Beurteilung des feineren Baues keine Merkmale abgeben.[2]

Damit wären einige der wichtigsten auf unsere Frage bezüglichen Tatsachen auseinandergesetzt, deren Ergebnisse sich kurz dahin zusammenfassen lassen: Der Spaltöffnungsapparat stellt bei Berücksichtigung der vollen Variationsweite seines feineren histologischen Gesamtbaues ein ausgezeichnetes phyletisches Merkmal dar, welches trotz der weitgehenden adaptiven Plastizität desselben in gewissen Detailmerkmalen die verwandtschaftliche Stellung klar ausdrückt, wenn auch bei dessen innigen Wechselbeziehungen zur Außenwelt die systematische Gliederung mit seiner speziellen Ausbildung begreif-

---

[1]) Knoll, „Potamogeton Morloti Unger" eine tertiäre Loranthacee, Österr. bot. Zeitschr. 1904 p. 64 ff. Taf. IV fig. 8—12.

[2]) Von diesen wären hauptsächlich die folgenden zu erwähnen, deren Mitteilung ich der Güte Herrn Dr. Scotts in Kew verdanke. Oberflächenansichten finden sich abgebildet von *Lepidodendron Harcourtii* (Scott, Studies in fossil Botany 1900 p. 149 fig. 60) und von *Cordaites crassus* (Renault, Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère Paris 1879, Nouvell. Arch. d. Muséum II. 2. sér. Pl. 16 fig. 11 bis), in Velenovsky, Über einige neue Pflanzenformen der böhmischen Kreideformation, Abh. d. böhm. Akad. Prag 1887 fig. 10. *Frenelopsis bohemica.* Eine vergrößerte Querschnittsansicht des Spaltöffnungsapparates von *Lyginodendron* bilden Williamson und Scott ab (Further observations on the organisation of the fossil plants of the coal. measures III, Philosoph. Transact. of the Royal Soc. London Vol. 186 1896 Taf. 24 fig. 16 A). Die Abbildung zeigt einen Querschnitt durch die eigentlichen Schließzellen und die dieselben überragenden Nebenzellen. Erstere zeigen mächtig geförderte Vorhofleisten. Bei der durch den Druck bedingten Veränderung ihrer Form ist jedoch eine genaue Analyse nicht möglich. Weitere gelegentliche Angaben über Spaltöffnungen machen Zeiller, Éléments de Paleobotanique 1900 und Solms-Laubach, Einleitung in d. Paläophytologie 1887.

licherweise nicht vollkommen parallel laufen kann. Diese Konstanz eines einmal erworbenen Typus findet ihre Erklärung in der eine entsprechende phylogenetische Entwicklung voraussetzenden Gesamtkomplikation desselben, welche wieder eine weitgehende erbliche Fixierung des einmal erworbenen jeweiligen Endstadiums bedingt. Aus dem wesentlichen Einflusse der adaptiven Vergangenheit eines größeren Formenkreises auf dessen Differenzierungsvermögen der Gegenwart erklärt sich die Vererbung archäischer Charaktere dieses Apparates, welche sich ohne direkte Beziehung zur aktuellen Außenwelt als echte phyletische Charaktere dokumentieren. So gibt für den feineren Bau der Gegenwart die Vergangenheit den Maßstab der Beurteilung ab und nur die phylogenetische Betrachtungsweise zeigt hier in vielen Fällen klar, was die Pflanze auf Grund ihrer Vergangenheit kann und was sie aus eben diesem Grunde nicht kann.

II. Abschnitt.

Spaltöffnungsapparat und Vererbung.

„Wie die Welle, die von einem ins Wasser geworfenen Stein erzeugt wird, allmählich die ganze Wasserfläche, nur in immer schwächerem Grade in Bewegung versetzt, so wird auch jede Einwirkung, die ein Organismus einmal in seiner Entwicklung erfahren, in seinen Nachkommen nachklingen, um so länger und um so stärker, je andauernder und stärker sie gewesen war.

W. Brenner, Zur Frage der Erhaltung erworbener Eigenschaften.

Naturwiss. Wochenschr. 1905 p. 197.

Wie im vorigen Abschnitte gezeigt wurde, gibt uns der Spaltöffnungsapparat in den Einzelheiten seines feineren histologischen Baues ausgezeichnete phyletische Charaktere ab, deren Bedeutung als Ausdrucksmittel der jeweiligen systematischen Stellung im weiteren Sinne in der erblich fixierten Konstanz ihres Auftretens und ihrer Selbständigkeit aktueller Anpassung gegenüber begründet ist. Diese hochgradige erbliche Fixierung und Selbständigkeit gewisser Merkmale des Apparates, die sich gerade dadurch als echte Organisationsmerkmale dokumentieren, ist auf den ersten Blick befremdend und steht scheinbar im Widerspruche mit der sonst so weitgehenden adaptiven Umbildungsfähigkeit desselben. Sie wird aber unserem Verständnisse sofort näher gerückt, wenn wir die für das Zustandekommen eines funktionstüchtigen derartigen Apparates notwendigen Vorbedingungen erwägen und dann auf Grund derselben dessen Vererbung als physiologisch-anatomische Einheit studieren. Denn je größer die Zahl der histologischen, cytologischen und physiologischen Vorbedingungen ist, welche die Funktionstüchtigkeit desselben notwendig bedingen, desto schwerer wird er erworben, desto schwerer auf eine bestimmte Organisationshöhe gebracht, desto leichter, wenn einmal erworben, vererbt werden. Gehen nun in der assimilatorischen Selbständigkeit der Pflanze

im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung weitgehende Umänderungen vor sich wie Hemiparasitismus, Holoparasitismus, Lokalisierung der Assimilation usw., so müssen diese notwendigerweise auf unseren Apparat indirekt mit von Einfluß sein. Obwohl zwischen Assimilations- und Durchlüftungssystem ein weitgehendes, gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis besteht, ist bei der Verschiedenheit der histologischen Organisationshöhe und der Bauprinzipien beider Systeme keineswegs zu erwarten, daß die Umprägung des einen mit jener des anderen gleichen Schritt halte. Die Folge davon wird sein, daß unter Umständen das eine System infolge Arbeitseinstellung bereits vollständig rückgebildet, während das andere in verschiedenem Grade erhalten sein kann. Da aber vom gesamten Durchlüftungssystem gerade die Ausführungsgänge desselben, die Stomata die komplizierteste Organisation zeigen, wird speziell hier die Rückbildung am längsten brauchen beziehungsweise die Vererbung sowohl graduell als quantitativ besonders wirksam einsetzen. Besonders lehrreich werden also jene Fälle sein, wo der Spaltöffnungsapparat als Erbstück einer der Vergangenheit angehörigen Arbeitsnotwendigkeit gegenwärtig noch mitvererbt wird, wenn er auch bereits zum Teile oder gänzlich überflüssig, ja sogar unter Umständen für die Pflanze schädlich ist. Alle die eben geäußerten Gesichtspunkte sollen im folgenden an der Hand entsprechender Beispiele ausführlIche Erörterung finden. Wie in den übrigen Abschnitten kann ich auch hier meine Aufgabe nicht in einer möglichst vollständigen Kompilation der spärlichen, sehr zerstreuten und meist ganz anderen Fragen dienenden Literaturangaben erblicken, sondern ich werde mich unter tunlichster Berücksichtigung derselben soweit als möglich auf meine eigenen Untersuchungen stützen. Ich kann dies um so mehr, als die bereits vorliegenden Angaben zumeist den feineren histologischen Bau entweder gar nicht oder nicht gebührend berücksichtigen. Dementsprechend wurden auch unvollständige Angaben überhaupt übergangen. Bevor ich jedoch auf diese Detaildarstellung eingehe, erübrigt mir noch ganz kurz die für die Funktionstüchtigkeit eines derartigen Apparates unbedingt notwendigen Vorbedingungen zu erörtern, weil uns die Einsicht in die notwendige Komplikation desselben eine gute Grundlage für das Verständnis der später angeführten Tatsachen abgibt.

Es liegt im Wesen des Assimilationsvorganges begründet, daß dort, wo ausgiebig assimiliert wird, auch für entsprechend regulierbare Durchlüftung gesorgt werden muß. Diese physiologische Notwendigkeit findet bekanntlich in der weitgehenden lokalen Abhängig-

keit zwischen Assimilations- und Durchlüftungssystem ihren klaren topographisch-anatomischen Ausdruck. Also bereits der Ort, wo Stomata auftreten, ist durch den Gesamtbau des Organismus vorgezeichnet. Für den physiologischen Anatomen handelt es sich hierbei ja nicht etwa bloß um einen Teil des Hautgewebes, sondern der Umstand, daß die Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems der Epidermis angehören, ist einfach in der peripheren Lage der Oberhaut und der peripheren Ausmündungsnotwendigkeit der inneren Durchlüftungsräume begründet. Dementsprechend kommen die Stomata oberhalb von Assimilationsgewebe oder oberhalb eines Durchlüftungsgewebes zu liegen, dessen assimilierende Tätigkeit mehr oder weniger rege bis Null sein kann. Niemals finden sie sich oberhalb rein mechanischer Stränge, wo sie auch funktionsunfähig wären, da die Verbindung mit den inneren Lufträumen entweder gänzlich ausgeschlossen oder hochgradig erschwert wäre. Da die Spaltöffnungen nicht nur topographisch, sondern auch entwicklungsgeschichtlich der Epidermis angehören, so muß die Fähigkeit zur Entwicklung derartiger Apparate auf bestimmte Epidermispartien beschränkt sein, wofern wir überhaupt eine anatomisch höher organisierte Pflanze vor uns haben. Weiters muß die Lage eine derartige sein, daß sie eine möglichst ausgiebige Kommunikation mit den inneren Durchlüftungsräumen ermöglicht.

Nachdem wir uns so, ohne auf weitere Einzelheiten einzugehen, ganz allgemein das Gebiet abgesteckt haben, wo der Apparat überhaupt zur Entwicklung gelangt, mögen ganz kurz die weiteren unbedingt notwendigen Vorbedingungen seines Baues Erwähnung finden. Soll ein Ausführungsgang innerer Lufträume nach außen münden, so muß die Epidermis durchbrochen werden. Soll diese Durchbrechung durch die Lebenstätigkeit angrenzender Zellen geöffnet und geschlossen werden, so müssen diese lebensfähig sein. Der Ausführungsgang muß also als Intercellularraum zwischen Zellen auftreten. Die Zweizahl der hierbei notwendigen Zellen wollen wir als ein nunmehr fertiges Endprodukt der phylogenetischen Entwicklung dieses Apparates voraussetzen, ein Endstadium, bei dem die Pflanze angelangt und geblieben ist, weil es sich bei relativ geringem Materialaufwand funktionell vollauf bewährt hat. Jedenfalls bedeutet die Beschränkung auf die Zweizahl den nunmehrigen Höhepunkt der Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis, dem in der historischen Entwicklung des Apparates die Heranziehung einer größeren Zahl von Zellen zur Dienstleistung vorangegangen ist (vgl. IV. Abschnitt). Da der Öffnungs- und Schließungsmechanismus des Apparates von den Turgorschwankungen der Schließzellen abhängt, letztere wieder eine feine Reaktionsfähig-

keit auf die Feuchtigkeitsschwankungen des umgebenden Mediums voraussetzen, so müssen Einrichtungen getroffen sein, welche die Schließzellen nach dieser Richtung hin empfindlicher machen als die gewöhnlichen Epidermiszellen. Dies erreicht die Pflanze dadurch, daß sie dieselben befähigt, bestimmte osmotisch wirksame Substanzen zu bilden, die ein besonders feines Reagens für die jeweiligen Veränderungen der Feuchtigkeit der Umgebung darstellen. Diese Substanzen können sich die Schließzellen, da dieselben immer zur Stelle sein müssen, am ausgiebigsten nur durch eigene Assimilationstätigkeit bilden, was wieder den Besitz eines eigenen Chlorophyllapparates voraussetzt. Demgemäß sind die Schließzellen im Gegensatz zu den gewöhnlichen Epidermiszellen, welche zumeist vollständig chlorophyllos sind oder nur wenige schwach entwickelte Chloroplasten führen, mit einem kräftig entwickelten Chlorophyllapparat ausgestattet. Damit wären die wichtigsten cytologischen Vorbedingungen gegeben, welche sozusagen die physiologische Stimmung der Schließzellen bedingen. Zur vollständig prompten Arbeitsleistung genügen jedoch auch diese Eigenschaften noch nicht. Die Dicke der Zellmembran muß im Umfange der Schließzellen eine ganz bestimmte gesetzmäßige Verschiedenheit aufweisen, die von der Mechanik des Apparates gefordert wird.[1]) So kommt es zur Bildung von Vorhof- und Hinterhofleisten im Gegensatz zur dünneren Bauch- und Rückenwand. Diese Einrichtung bedingt wieder eine Dreiteilung der Spalte in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof, der in die dem inneren Durchlüftungssystem noch angehörige Atemhöhle einmündet. Weiters erfordert die Sicherung der Beweglichkeit des Apparates die Ausbildung gelenkartiger Einrichtungen, die in Form streng lokalisierter Membranverdünnungen als „äußeres" oder „inneres Hautgelenk" auftreten.[2])

Die Summe der geschilderten Einrichtungen liefern uns erst einen Apparat, der unter den normal funktionierenden Spaltöffnungen noch als einer der denkbar einfachsten bezeichnet werden muß. Wir haben eine histologische Bildung vor uns, die überhaupt nur unter relativ günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen möglich ist, die keineswegs auf Forderungen weitgehenden Transspirationsschutzes geaicht ist, bei

---

[1]) Vgl. Müller, Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnung, Pringsh. Jahrb. VIII 1872 p. 75ff; Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen, Monatsber. d. Berliner Akademie 1881.

[2]) Schwendener l. c., Haberlandt, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates, Flora 1887 u. Physiolog. Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 396—397. Über die physiologische Arbeitsleistung des Apparates vgl. Stahl, Einige Versuche über Transspiration und Assimilation, Bot. Zeit. 1894 p. 117ff; Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. 1897 p. 171ff.

deren Zustandekommen außer den beiden Schließzellen die benachbarten Epidermiszellen nicht in Mitleidenschaft gezogen wurden (vgl. etwa Taf. III Fig. 7). Ganz unverhältnismäßig komplizierter wird der Bau derselben, wenn es sich um Pflanzen handelt, deren äußere einwirkende Lebensbedingungen einen bedeutenden Transspirationsschutz erheischen, in geringerem Grade abweichend wird derselbe für den Fall, als wieder extrem feuchte Faktoren tonangebend sind. Bei ersterer Möglichkeit wird im einfachsten Falle, wo es sich bloß um Einsenkung des Apparates bei sonst unverändertem Bau des Apparates handelt, eine verschieden große Anzahl von Nebenzellen zur Bildung einer äußeren Atemhöhle herangezogen (vgl. etwa Taf. III Fig. 10). In anderen Fällen werden ganze Epidermisinseln hierzu benützt, wenn es sich um Bildung von Gruben handelt, auf die die Stomata beschränkt sind, Epidermisinseln, die überdies durch abweichende Behaarung charakterisiert sind (z. B. *Nerium Oleander* u. a.). Oder es gehen weitgehende chemische Veränderungen in der Membran der Schließ- und Nebenzellen vor sich wie Holzeinlagerung (*Gymnospermen* Taf. I Fig. 2, 5, 7), Cutineinlagerung (*Casuarina* Taf. I Fig. 8, 9) usw. Alle diese Einrichtungen können sich mit verschiedener Art der Einsenkung kombinieren (Taf. I Fig. 2, 5, 7, 15), es kann die Beweglichkeit des Apparates bei den Schließzellen teilweise oder gänzlich rückgebildet und auf die Nebenzellen übertragen sein (Taf. I Fig. 15) usw. Kurz wir haben eine ganze Welt von Einrichtungen vor uns, deren Darstellung nicht in den Rahmen dieses Buches gehört und für sich allein gegenwärtig bereits eine Spezialliteratur ausmacht. Ähnlich, aber in geringerem Grade vom Typus abweichend sind die der zweiten Möglichkeit entsprechenden Veränderungen, auf die hier nicht eingegangen sein mag. Es handelt sich also um einen Apparat, an dessen Bildung nicht nur zwei hochorganisierte Epidermiszellen, nicht nur die Epidermis überhaupt, sondern auch das darunter liegende angrenzende Grundgewebe in hohem Maße beteiligt ist, dessen topographische Lage von dem Gesamtbau des betreffenden Organes vorgezeichnet ist. Da die oben geschilderten Minimalforderungen auch bei sonst sehr einfachem Bau der Gesamtepidermis und des darunter liegenden Assimilationsgewebes oder Durchlüftungsgewebes den Bau des Spaltöffnungsapparates beherrschen, muß derselbe auch ontogenetisch bereits sehr frühzeitig angelegt, die Bildung der Mutterzellen desselben sehr früh induziert werden. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen haben dies auch vollauf bestätigt.[1]) Eine

[1]) Vgl. Strasburger, l. c. 1866—67; Immisch, Zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen, Flora 1887 p. 435 ff.; Schwabach, Zur Entwicklung der Spalt-

derartige frühzeitige ontogenetische Anlage setzt aber ihrerseits wieder eine entsprechend weit zurückreichende phylogenetische Erwerbungsfixierung voraus, die wieder den Grad der erblichen Fixierung des Apparates im ganzen wie im einzelnen bestimmt. Denn die charakteristischen Einzelheiten seines feineren histologischen Baues sind, wie wir später sehen werden, in letzter Instanz bloß Anpassungsmerkmale, die bei längerer Konstanz der äußeren Faktoren zu Organisationsmerkmalen geworden sind (vgl. Abschn. IV). Diese zur Funktionstüchtigkeit des Apparates notwendige histologische und cytologische Komplikation wird selbstverständlich ebensowenig mit einem Schlage erworben als mit einem Schlage rückgebildet. Die Folge davon wird sein, daß eine einmal erworbene Organisationshöhe desselben mit großer Zähigkeit weiter vererbt wird.

Viel einfacher als bei den Ausführungsvorgängen des Durchlüftungssystemes liegen die Verhältnisse beim Assimilationssystem. Im einfachsten Falle unterscheidet es sich vom gewöhnlichen Grundparenchym hauptsächlich durch den Besitz des Chlorophyllapparates, welcher in diesem Stadium die ausschlaggebende Bedingung ist. Handelt es sich hier um Rückbildung der Assimilationstätigkeit, so läuft dieselbe der Hauptsache nach bloß auf eine Rückbildung der Chloroplasten hinaus, ohne den Bau der Zellen weiters nachhaltig zu beeinflussen. Wir werden später einen derartigen Fall im Schwimmblattstiel von *Polygonum amphibium* kennen lernen (p. 55). Ein zweites Stadium findet seinen Ausdruck im Besitze bestimmt angeordneter Intercellularräume bei sonst parenchymatischem Bau. Auch in diesem Falle gibt die Rückbildung des Chlorophyllapparates einfach ein lockeres Grundgewebe. Ja selbst in jenen hochentwickelten Assimilationsbautypen, welche Haberlandt[1]) als „Kranztypus", „Glumaceentypus" usw. unterschieden hat, ist der Bau der einzelnen dieselben konstituierenden Zellen immer noch unverhältnismäßig einfacher als der der Schließzellen eines Spaltöffnungsapparates; und bei eventueller Rückbildung der Assimilationstätigkeit haben wir nach Aufgeben des Chlorophyllapparates immer noch ein Gewebe vor uns, das physiologisch eventuell als Intercellularen führendes, Grundgewebe, Durchlüftungsgewebe, Speichergewebe usw. fungieren könnte oder nach

---

öffnungen bei Coniferen, Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch, XX 1902 p. 1 ff.; Miehe Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monocotylen, Bot. Zentralbl. LXXVIII 1899 p. 388 ff.

[1]) Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 253 ff.

diesen Funktionen hin relativ leicht umzubilden wäre. Jedenfalls ist auf den ersten Blick einleuchtend, daß eine Rückbildung assimilatorischer Gewebe, die ihrer Hauptsache nach zunächst auf eine Rückbildung des Chlorophyllapparates hinausläuft und unter weitgehender Beibehaltung des Gesamtbaues der Zellen ein Gewebe übrig läßt, das zu verschiedenen anderen Dienstleistungen herangezogen werden kann, phylogenetisch ungleich rascher und ausgiebiger vor sich gehen wird als jene des Spaltöffnungsapparates. Tatsächlich finden wir auch, wie die gleich zu besprechenden Spezialfälle zeigen, ganz allgemein, daß diese beiden Gewebesysteme im Falle ihrer Rückbildung keineswegs miteinander gleichen Schritt halten, sondern daß das Assimilationssystem dem Spaltöffnungsapparat und seinen Nebeneinrichtungen in der Reduktion regelmäßig zeitlich vorauseilt.

Die eben angeführten Gesichtspunkte mögen als Grundlage für die Beurteilung der folgenden Tatsachen dienen, zu deren Darstellung ich hiermit übergehe und bezüglich deren Auswahl das oben Gesagte gilt (p. 48).

Spaltöffnungen an Stätten ehemaliger Assimilationstätigkeit.

I. Luftorgane.

Autotrophe Pflanzen.

Ruscus Hypoglossum L.

Unter den höheren Pflanzen war für mich besonders die Gattung *Ruscus* interessant, welche ihre Achsenorgane in physiologisch den Blättern gleichwertige Phyllocladien umgewandelt hat und echte Blätter nur in starker Rückbildung ausbildet.[1]) Zur Untersuchung wählte ich junge, eben aus der Erde hervorgeschossene Triebe von *Ruscus Hypoglossum*, auf den sich auch alle weiteren Angaben beziehen. An diesen Trieben sind die echten Blätter noch deutlich entwickelt. Da diese gegenwärtig bleichen, bloß in der mittleren Region schwach chlorophyllführenden Blattorgane phylogenetisch ganz sicher aus normalen, assimilierenden Laubblättern hervorgegangen sind, war zu erwarten, daß sie als Erbstück ihrer

[1]) Ich schließe mich hier in morphologischer Beziehung der älteren Auffassung an, die übrigens in dem langen Streite der Meinungen, der über die Stamm- oder Blattnatur der Ruscusphyllocladien geführt wurde, neuerdings wieder zur Anerkennung gelangte, vgl. Bernatsky, Das *Ruscus*-Phyllocladium. Bot. Jahrb. XXXIV 1904 p. 161—177. Daselbst die weitere Literatur.

früheren Assimilationstätigkeit rückgebildete Spaltöffnungen tragen.[1]) Diese Annahme wurde auch durch die Untersuchung vollauf bestätigt. Tatsächlich finden sich unter normalen massenhaft rückgebildete Spaltöffnungen, welche alle Stadien der Rückbildung zeigen. Im einfachsten Falle ist eine Schließzelle normal entwickelt, die zweite dagegen kollabiert, beide aber noch durch einen Intercellularraum vollständig voneinander getrennt. Seltener findet sich der auf Taf. II Fig. 2 links abgebildete Fall. Hier ist eine Schließzelle normal entwickelt, die zweite dagegen schon frühzeitig rückgebildet. Die intercellulare Trennung beider Zellen ist jedoch bloß in jener Region des Querschnittes durchgeführt, welche dem Vorhofe des normalen Apparates entspricht. Dagegen sind die Vorhofleisten und Bauchwände beider Schließzellen miteinander verwachsen, wobei die Hinterhofleiste der kollabierten Zelle an die Bauchwand der sonst normal entwickelten zu liegen kommt (vgl. Abb.). Ein weiter vorgeschrittenes Rückbildungsstadium zeigt Taf. II Fig. 1. Hier sind beide Schließzellen schon frühzeitig kollabiert, ihre Zellwände stark gequollen. Auch hier sind die beiden stark reduzierten Vorhofleisten nach außen zu bis auf einen sehr schmalen Spalt, den letzten Rest des Vorhofes vollkommen miteinander verwachsen. Dagegen ist der Hinterhof beinahe normal erhalten. In beiden Fällen zeigt nicht nur die Cutinisierung normalen Verlauf, sondern sogar die Atemhöhle ist vollkommen normal entwickelt. Die letztere Tatsache findet in dem weiter unten ausführlicher beschriebenen Verhalten der rückgebildeten, mit eigenen Verschlußeinrichtungen versehenen Spaltöffnungen amphibischer Wassergewächse ihre Parallelerscheinung (vgl. Ende dieses Abschnittes). In den beiden geschilderten Fällen war die Trennung der beiden Zellen, wenn auch nicht vollständig, so doch teilweise durchgeführt und die Atemhöhle normal entwickelt. In anderen Fällen geht jedoch die Rückbildung soweit, daß zwar die ursprüngliche Teilung der Mutterzelle des Apparates noch eingegangen wird, die beiden Teilungsprodukte aber sofort nach der Teilung absterben. Wir haben dann ein Stadium vor uns, wie es auf Taf. II Fig. 2 rechts abgebildet ist. Hier ist keine Spur einer Zentralspalte nachweisbar, ebenso fehlt jede Andeutung einer Atemhöhle.[2]) Der Kollaps der

---

[1]) Diese Annahme stützt sich im wesentlichen auf den Gedankengang, der weiter unten erläutert ist (vgl. p. 60).

[2]) Vgl. Porsch, Über den Spaltöffnungsapparat submerser Blattstiele. Mitteil. d. naturwiss. Verein f. Steiermark 1903 u. Österr. bot. Zeitschr. 1903 Nr. 9. Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile. Sitzungsber. d. Wiener Akademie CXII 1903 p. 32—36, Taf. III fig. 16—19.

beiden Schließzellen bedingt in diesem Falle eine mehr oder weniger tiefe muldenartige Einsenkung und Wellung der Außenwände (vgl. Fig. 2). Auf diese Weise erscheinen bei der großen Zahl rückgebildeter Spaltöffnungen oft ganze Epidermisinseln eingesunken, gewellt und gebräunt. Die Rückbildung kann auch bereits vor der Teilung der Mutterzelle des Apparates beginnen, und wir haben dann eine einzige kollabierte Zelle vor uns. In diesem Falle unterbleibt auch zumeist die Bildung einer Atemhöhle. Zwischen den geschilderten Stadien kommen begreiflicherweise alle möglichen Zwischenstadien vor, auf deren spezielle Beschreibung hier verzichtet sein mag. Zur Würdigung der mitgeteilten Tatsachen ist noch ausdrücklich hervorzuheben, daß es sich im vorliegenden Falle um ganz junge, noch völlig unausgewachsene Sprosse handelt, deren Blätter selbst ihr Wachstum noch nicht abgeschlossen haben und trotz alledem in der Rückbildung der Stomata schon soweit vorgeschritten sind.

Ein weiterer, interessanter hierhergehöriger Fall betrifft die Schwimmblattstiele der Wasserform von *Polygonum amphibium.*[1]) Macht man durch den Blattstiel des Luftblattes der Wasserform einen Querschnitt, so erscheint derselbe seitlich in zwei schmale, dünne Erweiterungen ausgezogen, welche in dem subepidermalen, an Intercellularräumen reichen Grundgewebe, zahlreiche große Chloroplasten enthalten. Die Assimilationszellen dieser Flügel stimmen in ihren wesentlichen Merkmalen mit dem Grundparenchym des Blattstieles überein, nur stehen sie etwas dichter als die Zellen desselben. Oberflächenschnitte ergeben, daß die Spaltöffnungen nicht unregelmäßig über den ganzen Blattstiel verteilt, sondern dieser Differenzierung des Grundgewebes entsprechend auf die Assimilationsflügel beschränkt sind. Der oberste, untergetauchte Teil des Schwimmblattstieles dagegen besitzt weder die seitlichen flügelartigen Erweiterungen, noch ein subepidermales Assimilationsgewebe. A b e r a u c h a n d i e s e m t r e t e n S p a l t ö f f n u n g e n a u f u n d z e i g e n h i e r d i e s e l b e s t r e n g e L o k a l i s i e r u n g a u f d i e d e n A s s i m i l a t i o n s f l ü g e l n d e s L u f t b l a t t s t i e l e s e n t s p r e c h e n d e R e g i o n. In ihrem anatomischen Bau zeigen sie die am Ende dieses Abschnittes ausführlicher besprochene Umbildung als Erbstücke auftretender Spaltöffnungen submerser Organe (vgl. Taf. II fig. 12—13).

Weitere hierhergehörige Fälle betreffen das Auftreten rückgebildeter Spaltöffnungen auf B l u m e n b l ä t t e r n und A n t h e r e n. Denn daß es sich hier um Blattorgane handelt, die phylogenetisch aus assimilierenden Blättern hervorgegangen sind, kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen. Über die Details dieser Frage sind wir hauptsächlich durch

die Untersuchungen von Hildebrand, Czech, Hiller, Louise Dodel-Müller und Grace D. Chester näher orientiert.[1]) Bevor ich auf eine kurze Darstellung einiger Hauptuntersuchungsergebnisse der genannten Autoren eingehe, möchte ich vorausschicken, daß ich keineswegs der Ansicht bin, daß es sich hier immer um gänzlich überflüssige Apparate handle; denn wie alle Blattorgane benötigen auch diese bisweilen eine Transpirationsregulation. Ein phylogenetisches Erbstück ist also hier nicht so sehr die Ausbildung von Spaltöffnungen überhaupt, als vielmehr die eines beträchtlichen Überschusses an solchen Organen, der sich eben dadurch als solcher dokumentiert, daß dieselben schon frühzeitig, bevor sie noch in Aktion zu treten haben, in verschiedenem Maße rückgebildet werden. Daß übrigens sogar sehr große Blumenblätter auch ohne Spaltöffnungen ganz gut auskommen, zeigen die unten erwähnten Fälle.

Das geringste Stadium der Rückbildung stellen nach Grace D. Chester jene Fälle dar, wo beide Schließzellen entwickelt sind und auch eine Spalte zur Ausbildung gelangt, welche sogar mit der Atemhöhle kommuniziert, aber die Verschlußfähigkeit derselben vollkommen fehlt (*Convallaria majalis* l. c. p. 423, *Fritillaria imperialis* l. c. p. 424 *Scilla* usw.). Der Einwand, daß es sich hier vielleicht um Wasserspalten handle, wozu übrigens jeder Grund fehlt, wurde durch den Druckversuch widerlegt (vgl. Grace D. Chester l. c. p. 425, 426, 430). Ein weiteres Reduktionsstadium besteht darin, daß der Apparat in der Flächenansicht ganz normal aussieht, die Bauchwände der Schließzellen jedoch so stark verdeckt sind, „daß die gelenkige Stelle der Bauchwand verschwunden ist und von der Möglichkeit eines vollständigen Spaltenverschlusses gar nicht die Rede sein kann" (l. c. p. 423). In einem weiteren Stadium ist der Apparat derart rückgebildet, daß die Schließzellen, wie schon die Flächenansicht ergibt, einander überhaupt nicht berühren können und eine Spalte von bis 20 μ frei lassen (*Lilium bulbiferum* l. c. p. 425 und Taf. XIX fig. 9a). Weiters können beide Schließzellen angelegt und sogar durch einen Spalt getrennt sein, aber nicht nur die Bauchwände, sondern auch

---

[1]) Vgl. Hildebrand, Über das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Blumenblättern, Bonn 1861; Czech, Über die Funktion der Stomata, Bot. Zeit. 1869; De Bary, Vergleichende Anatomie 1877 p. 49 Fußn. 1; Hiller, Untersuchungen über die Epidermis der Blumenblätter, Pringsh. Jahrb. XV 1884 p. 411 ff; L. Dodel-Müller, Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter, Nov. Act. d. Leopold-Carol. Ak. LIV Ser. 1; Chester, Grace D., Bau und Funktion der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XV 1897 p. 420 ff.

die Außen- und Innenwände sind derart verdickt, und die Cutinleisten bleiben vollständig oder fast vollständig rückgebildet, daß jede Verschlußmöglichkeit ausgeschlossen ist (*Fritillaria imperialis* l. c. p. 424, Taf. XIX fig. 4). Schließlich stirbt die eine der beiden Schließzellen schon frühzeitig ab, ohne daß es zur Bildung einer Spalte kommt, oder es stirbt bereits die Mutterzelle des Apparates ab (vgl. Hiller l. c. Taf. XXIII fig. 6 *Veronica incana*, fig. 7 *Phlox Drummondii* usw.).

Den Höhepunkt der Rückbildung stellen natürlich jene Fälle dar, wo sogar die Bildung der Mutterzelle unterbleibt, und es überhaupt nicht mehr zur Ausbildung von Spaltöffnungen kommt. Aber auch hier wäre noch vergleichend zu untersuchen, inwieweit noch die der Bildung der Mutterzellen vorangehenden Zellteilungen eingegangen werden. Grace D. Chester führt eine ganze Reihe von Pflanzen der verschiedensten Familien an. Gerade diese Fälle sind meines Erachtens für die vorliegende Frage deshalb von besonderem Interesse, weil sie zeigen, daß diese Organe auch ohne Spaltöffnungen normal lebensfähig sind, ohne der Gefahr zu weitgehender Transspiration zu unterliegen. Und hierbei handelt es sich zum größten Teil sogar um Pflanzen mit großen Blumenblättern (*Adonis vernalis* L., *Paeonia corallina* Retz., *Chelidonium majus* L., *Trillium sessile* L., *Althaea officinalis* L., *Malva Alcea* L. usw.). Jedenfalls stellen die mehr oder weniger rückgebildeten Stomata auf Blumenblättern und Antheren physiologisch überflüssige Erbstücke dar, deren Auftreten nur in der Abstammung dieser Organe aus assimilierenden Blättern seine Erklärung findet.

Anhangsweise seien am besten gleich hier kurz einige jener Fälle erwähnt, wo Spaltöffnungen an entweder dauernd im Samen eingeschlossenen Cotyledonen auftreten oder letztere falls sie sich außerhalb des Samens entfalten, nicht als Assimilations- sondern bloß als Speicherorgane fungieren. Ersteres fand ich bei *Ginkgo biloba* und *Dasylirion acrotrichum*. Bei *Ginkgo* sind dieselben sehr zerstreut und besitzen eine äußerst reduzierte Spalte. Nicht selten ist eine der beiden Schließzellen abgestorben. Normaleren Bau zeigen sie dagegen bei *Dasylirion*. Über die Einzelheiten ihres Baues sei auf das im nächsten Abschnitte diesbezüglich Gesagte und auf Taf. IV Fig. 6 verwiesen. Den zweiten Fall fand ich bei *Phaseolus vulgaris*. Bezüglich der Spaltöffnungen gilt hier das über *Ginkgo* Gesagte.

Holoparasiten.

Wie bereits eingangs dieses Abschnittes ausführlich dargelegt wurde, eilt in den Fällen der Rückbildung des Assimilationssystemes

infolge Einstellung oder Verlegung der Assimilationstätigkeit das erstere dem Durchlüftungssystem und speziell den Ausführungsgängen desselben, den Spaltöffnungen in der Reduktion voraus. Diese Tatsache ist von großer Wichtigkeit für die Beurteilung der folgenden auf die Holoparasiten bezüglichen Vererbungstatsachen. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die gegenwärtigen Holoparasiten von autotrophen, grünen Pflanzen abstammen. Einer der ersten Schritte in der Geschichte ihres Parasitismus dürfte der gelegentliche Bezug fremder Nahrungsstoffe aus einer Wirtspflanze gewesen sein, bei gleichzeitiger noch ausgiebiger eigener Ernährung und zwar zu einer Zeit, wo die Vorfahren derselben noch über normale, grüne Laubblätter verfügten. Wir haben ein Stadium vor uns, das als Hemiparasitismus in dem Formenkreise der *Rhinanthoideae* unter den *Scrophulariaceen* noch seine rezenten Vertreter findet. Einer der nächsten Schritte in der Rückbildung der eigenen Ernährungstätigkeit dürfte die Reduktion der eigentlichen Assimilationsorgane, der Blätter, gewesen sein. Zu dieser Zeit war der Stamm noch mit Assimilationsorgan, dessen assimilierende Tätigkeit jedoch mit der allmählichen Zunahme des Parasitismus eine immer untergeordnete Rolle spielte. Die Assimilationstätigkeit des Stammes erstreckte sich hauptsächlich auf die Rinde, deren chlorophyllführendes Parenchym das Hauptassimilationsgewebe darstellte. Selbstverständlich waren in diesem Stadium, wo das Mark und der Gefäßbündelkreis von einem assimilierenden Rindenmantel umgeben waren, eine entsprechende Durchlüftung notwendig, welche in dem Besitze entsprechender Durchlüftungsräume und zahlreicher Spaltöffnungen ihren Ausdruck fand. Und zwar handelt es sich hier um die Ausbildung funktionstüchtiger Spaltöffnungen in entsprechender Qualität und Quantität. Dieses Stadium findet unter den rezenten Parasiten annähernd in der *Lauraceen*gattung *Cassytha* seine Vertreter. Je mehr der Parasitismus die Oberhand bekam und die ausschlaggebende Ernährungsart wurde, desto mehr trat die eigene Assimilationstätigkeit zurück. Die erste Folge hiervon war jedenfalls Rückbildung des Chlorophyllapparates, Verfärbung der Chloroplasten usw. So wie die Chloroplasten heute noch bei unseren sommergrünen Holzgewächsen im Herbste nach Abschluß ihrer Assimilationstätigkeit sich verfärben und zu bloßen Chromatophoren herabsinken, ebenso dürfte dies auch ihr Schicksal beim Übergange vom Hemiparasitismus zum Holoparasitismus gewesen sein. Da nun der Chlorophyllapparat ebensowenig mit einem Schlage erworben als mit einem Schlage aufgegeben werden kann, so ist zu erwarten, daß sich bei Holoparasiten, bei denen der Holoparasitismus historisch noch

nicht sehr weit zurückreicht, noch deutliche Spuren ihrer grünen Vergangenheit finden. Wir werden später in dem Verhalten der *Orobanchen* diese phylogenetische Forderung geradezu glänzend erfüllt finden. Je mehr der Parasitismus die ausschließliche Ernährungsart wurde, je weitgehender die Anpassungen des Schmarotzers an den Nahrungsbezug von der Wirtspflanze entwickelt wurden, desto mehr mußten diese Reminiscenzen zurücktreten, d. h. desto farbloser und bleicher wurden die Parasiten *(Lathraea)*. Ein Mittelstadium nach dieser Richtung stellt die Braunfärbung dar, wo die Pflanze an die ursprüngliche Chromatophorenanlage der Chloroplasten wieder anknüpfend bei der Bildung bloßer Chromatophoren verblieb. Das früher chlorophyllführende, jetzt chlorophyllose Rindenparenchym, welches ein einfaches, parenchymatisches Gewebe darstellt, das hauptsächlich zur Zeit der regsten Assimilationstätigkeit durch Ausbildung entsprechender Intercellularräume die Funktion eines Durchlüftungsgewebes mit übernahm, brauchte außer der eventuellen Einschränkung dieser Lufträume weiters keine besonderen anatomischen Veränderungen durchzumachen.

Ganz anders dagegen liegen die Verhältnisse bei den Ausgängen des Durchlüftungsystemes, bei den Spaltöffnungen. Diese cytologisch, physiologisch und histologisch so komplizierten, von dem durch die Assimilationstätigkeit bedingten Gasaustausche geforderten Neuerwerbungen, mußten begreiflicherweise sowohl qualitativ als numerisch ungleich länger mitvererbt werden. Da nun die Anlagen zur Bildung derartiger Apparate wie oben (p. 51) erwähnt wurde, bereits frühzeitig in der Ontogenie induziert werden müssen, was wieder eine entsprechende phylogenetische Erwerbungsfixierung voraussetzt, so erscheint es klar, daß auch die Vererbung dieser Anlagen noch lange Zeiträume hindurch über die Epidermis der früher assimilierenden Achse gleichmäßig verteilt war. Wenn es sich auch nicht leugnen läßt, daß der Stamm auch gegenwärtig noch behufs Transpiration eine Regulierung des Gasaustausches nötig hat, so reicht für diesen Zweck infolge der Einstellung der Assimilationstätigkeit jedenfalls eine ganz unverhältnismäßig geringere Zahl von Spaltöffnungen aus, als Anlagen solcher vererbt werden. Ja eine Mehrentwicklung nach dieser Richtung könnte namentlich bei Formen mehr trockener Standorte unter Umständen sogar bedenklich werden. Also selbst vom rein physiologisch-anatomischen Standpunkte aus erscheint die Reduktion einer großen Anzahl von Spaltöffnungen vollkommen begreiflich. Auffallend und eben nur vom phylogenetischen Standpunkte aus ist es dagegen verständlich, daß manche Pflanzen wie

viele *Orobanche*arten auch heute noch nicht über die Vererbung eines gewaltigen Überschusses derselben hinausgekommen sind. Ja aus dem Verhalten von *Neottia nidus avis L.*, deren Stamm, wie wir später sehen werden, nur sehr selten und da in der Regel nur funktionslose Stomata ausbildet, läßt sich der Schluß ziehen, daß die Ausbildung dieser Organe am Stamme (Blütenstandsachse) für das gegenwärtige Transpirationsbedürfnis der Pflanze vollkommen überflüssig ist, da sie auf jeden Fall auch ohne dieselben auskommt. Denn es wird doch niemandem einfallen, zu behaupten, daß die wenigen über die Gesamtoberfläche des Stammes verteilten und noch dazu gewöhnlich funktionslosen Spaltöffnungen für die Regulierung der Transspiration der Pflanze aufkommen können. Die erste Folge der phylogenetisch notwendigen Mehrentwicklung derartiger nutzloser Organe wird zunächst eine durch Nichtgebrauch bedingte Verkümmerung derselben gewesen sein. Daß sogar gegenwärtig bisweilen noch funktionsfähige Stomata überhaupt ausgebildet werden, ist meines Erachtens nur ein weiterer Beweis für die hochgradige erbliche Fixierung dieses Erbstückes aus früherer Zeit. Bei der oben dargelegten Komplikation dieser Apparate werden sehr lange phylogenetische Zeiträume notwendig gewesen sein, um die überflüssigen Anlagen derselben gänzlich auszulöschen.

Aus diesen allgemeinen Ausführungen dürfte jedenfalls deutlich hervorgehen, daß bei Holoparasiten, deren Parasitismus zeitlich noch nicht sehr weit zurückreicht, rückgebildete, also funktionslose und derzeit gänzlich überflüssige Spaltöffnungen sich auch heute noch finden müssen, und daß die gelegentliche Ausbildung derselben auch bei phylogenetisch älteren Parasiten infolge Vererbung und Atavismus keineswegs ausgeschlossen ist. Wir werden im folgenden sehen, daß alle diese Voraussetzungen durch die genaue anatomische Untersuchung ihre volle Bestätigung erfahren.

Orobanchaceae.

Orobanche.

(Taf. II Fig. 5–6, Taf. III Fig. 18.)

Innerhalb der Familie beansprucht die Gattung *Orobanche* aus dem Grunde ein besonderes phylogenetisches Interesse, weil bei einigen ihrer Vertreter der Holoparasitismus zweifellos zeitlich noch nicht sehr weit zurückreicht, wie aus der vergleichenden Untersuchung ihrer Chromataphoren und Stomata klar hervorgeht. Vor allem ist

bei mehreren Arten dieser Gattung, soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, unter sämtlichen Holoparasiten, die Reduktion des Chlorophyllapparates noch am wenigsten weit vorgeschritten. Wie zuerst Wiesner überzeugend nachgewiesen hat,[1]) finden sich nämlich bei *O. cruenta Bert.*, *O. rubens Wallr.*, *O. galii Duby* und *O. epithymum DC.* nicht nur im Haut- und Grundgewebe der ober- und unterirdischen Teile, sondern sogar in den Drüsenhaaren kleine, anfangs grünliche, alsbald gelblich werdende Chromatophoren, welche sowohl ihrem Vorkommen wie ihren morphologischen Verhältnissen nach von echten Chlorophyllkörnern kaum zu unterscheiden sind. Ja selbst Stärkeeinschlüsse konnte Wiesner in ihnen häufig nachweisen, woraus hervorgeht, daß sogar die ursprüngliche Funktion in ihnen gewissermaßen noch potentiell schlummert und gelegentlich wieder aktuell wird. Auch in chemischer und optischer Beziehung verhalten sie sich, wie Wiesner's Versuche gezeigt haben, genau so wie echte Chloroplasten (l. c. p. 583).

In vollem Einklange mit diesem relativ geringen Grade der Reduktion des einer früheren Periode eigener Assimilationstätigkeit angehörigen Chlorophyllapparates steht die Rückbildung der Stomata. Die schon seit lange bekannte Ausbildung dieser Organe bei einer scheinbar gänzlich chlorophyllosen Pflanze wie *Orobanche* war den älteren Beobachtern geradezu rätselhaft, ging sie doch der eingefleischten Schulregel von dem regelmäßigen Mangel der Spaltöffnungen an chlorophyllfreien Parasiten so gänzlich wieder den Strich. Ich will im folgenden aus dem Widerstreite der diesbezüglich geäußerten Meinungen der Kürze halber bloß jene hervorheben, welche auf Grund unzweideutiger Angaben überhaupt Erwähnung verdienen, um dann zu den Ergebnissen meiner eigenen Untersuchungen überzugehen. Entgegen der gewöhnlichen Angabe, welche dem französischen Anatomen Duchartre die Priorität zuerkennt, für *Orobanche* Spaltöffnungen nachgewiesen zu haben,[2]) sei hier erwähnt, daß Unger bereits zwölf Jahre früher für diese Gattung ohne Bezugnahme auf eine bestimmte Spezies nicht nur Stomata, sondern auch schon die Stärkeeinschlüsse in den Schließzellen angibt.[3]) Nach Unger stellte

[1]) Wiesner, Vorläufige Mitteilung über das Auftreten von Chlorophyll in einigen für chlorophyllfrei gehaltenen Phanerogamen, Botan. Zeit. 1871 p. 619—620, und Untersuchungen über die Farbstoffe einiger für chlorophyllfrei gehaltenen Phanerogamen, Pringsh. Jahrb. VIII 1872 p. 575 ff.

[2]) Auch Beck gibt in seiner Monographie d. Gatt. Orobanche (Bibl. bot. Heft 19 1890 p. 10) Duchartre als ersten Beobachter an.

[3]) Unger, Exantheme der Pflanzen. Wien 1833 p. 49.

dann Duchartre für den Stengel. die Schuppenblätter, den Kelch und die Krone von *O. eryngii Vauch.* (= *O. amethystea Thouill.*) die Anwesenheit von Spaltöffnungen fest.[1]) Am häufigsten schienen sie ihm am Kelche vorzukommen, dagegen konnte er sie weder auf den Staubblättern noch auf dem Pistill finden. Später fand sie Lory bei fünf Arten der Gattung und zwar ziemlich zahlreich sowohl am Stengel, selbst an den unterirdischen Teilen desselben, als an den Schuppenblättern, Bracteen und Kelchblättern, weniger zahlreich dagegen auf den Petalen, Staubgefäßen und dem Fruchtknoten.[2]) Auch er erwähnt bereits ihren regelmäßigen Stärkeeinschluß. Diese Angaben wurden später von Chatin, Wiesner, De Bary und Beck bestätigt, und namentlich von ersterem für eine größere Artenzahl erweitert.[3]) Im Gegensatz zu diesen übereinstimmenden Äußerungen bezeichnet Solms-Laubach die Epidermis der Orobanchen als spaltöffnungslos.[4]) Mit Ausnahme Wiesners beschränken sich jedoch alle Autoren auf die bloße Angabe des Vorkommens oder im günstigsten Falle auf den Stärkeeinschluß der Schließzellen. Nirgends findet sich eine einigermaßen ausführliche Beschreibung des Baues oder Erwähnung der Rückbildung derselben. Wiesner ist zugleich der einzige Autor, der eine gute, in den Details richtige Abbildung gibt (vgl. l. c. Taf. XXXIX fig. 5). Bezüglich ihres Baues gibt Wiesner an, daß sie häufig eine verzerrte Gestalt zeigen, und ihre Achse mit der Richtung der benachbarten Oberhautzellen sehr häufig divergiert (l. c. p. 582—583). Einer der wertvollsten physiologischen Befunde der Wiesnerschen Untersuchung ist jedoch unstreitig dessen Nachweis, daß die Stärkekörner in den Schließzellen ursprünglich auch an Chromatophoren gebunden sind bzw. in ihnen als Einschlüsse nachweisbar waren (vgl. Taf. II fig. 6, Taf. III fig. 18). Also gerade in jenen Zellen, wo die einer vergangenen Zeit angehörige Assimilationstätigkeit der Chloroplasten für die Mechanik des Appa-

---

[1]) Duchartre, Note sur l'anatomie de l'O. eryngii Vauch., Ann. d. sc. nat. Sér. III. Bot. 4 1845 p. 75—76.

[2]) Lory, Observations sur la respiration et la structure des Orobanches et autres plantes vasculaires dépourvues de parties vertes, Ann. d. sc. natur. Sér. III Bot. 8 1847 p. 165.

[3]) Chatin, Anatomie comparée des végétaux. II. part. Végét. parasites. Paris 1856—67 p. 47 ff. pl. VIII—XII; Wiesner l. c., De Bary, vgl. Anatomie 1877 p. 49, Beck l. c.

[4]) Solms-Laubach, Über den Bau und die Entwicklung paras. Phanerog., Pringsh. Jahrb. VI 1867—68 p. 522. Eine gute Zusammenstellung der einschlägigen anatomischen Literatur findet sich bis zum Jahre 1888 bei Hovelacque, Recherch. sur l'appar. végét. d. Bignoniacées etc. Paris 1888 p. 553—561.

rates wegen der Bildung osmotisch wirksamer Substanzen unter allen Epidermiszellen am wichtigsten war, hat sie sich im Vereine mit dem Apparate selbst teilweise dort noch bis auf den heutigen Tag erhalten, wo derselbe bereits weitgehend rückgebildet und völlig funktionslos ist. Auch hier sind die Chromatophoren anfangs noch grün wie echte Chlorophyllkörner. Jedenfalls geht aus diesen Angaben Wiesners klar hervor, was zwar der Autor aus ihnen nicht deduzierte, daß, wie bereits oben erwähnt, der Holoparasitismus einiger *Orobanche*arten phylogenetisch noch nicht sehr weit zurückreicht, und viel jüngeren Datums ist als bei anderen Parasiten wie beispielsweise *Lathraea squamaria,* wo die Reduktion des Chlorophyllapparates seinen Höhepunkt erreicht.

Gerade dieser Umstand ließ eine erneute histologische Untersuchung der Orobanchearten nach dieser Richtung hin besonders wertvoll erscheinen, auf deren Ergebnisse ich im folgenden kurz eingehen will. Ich war auf eine selbständige Nachuntersuchung derselben um so mehr angewiesen, als sich auch die Angaben Wiesners bloß auf die wenigen in der zitierten Fußnote seiner Abhandlung enthaltenen Daten beschränken. Meine Untersuchungen erstreckten sich auf folgende Arten: *O. lutea Baumg.* = *(O. rubens Wallr.), O. gracilis Sm. (= O. cruenta Bert.), O. hederae Duby* und *O. alba Steph. (= O. epithymum DC.).* Da diese Arten bezüglich des Verhaltens der Stomata im wesentlichen übereinstimmen, ist in der folgenden Darstellung auf die einzelnen Arten nicht speziell Bezug genommen. Die Spaltöffnungen treten verhältnismäßig zahlreich und zwar sowohl am Stengel, auch an den unterirdischen Teilen desselben, als an den Schuppenblättern, Bracteen und den Blütenorganen auf, wie bereits Lory richtig angegeben hatte. Sie sind in weitaus überwiegender Mehrzahl rückgebildet, und selbst in jenen Fällen, wo die Oberflächenansicht auf den ersten Blick einen ganz normalen Apparat vortäuscht, zeigt sehr häufig die Tiefeneinstellung und vor allem die Querschnittsansicht, daß derselbe unbeweglich und auch histologisch rückgebildet ist. Auch die Plasmolysierungsversuche ergaben nur in wenigen Fällen überhaupt eine Beweglichkeit. In jenen Fällen, wo die histologische Rückbildung nicht weit gediehen ist, findet sich regelmäßig ein reicher Stärkeeinschluß, und nur bei stärker reduzierten, also namentlich direkt kollabierten Apparaten mit gequollenen Membranen und gebräuntem Zellinhalte fehlen die Stärke körner. Die dem Normalzustande noch zunächststehenden Stomata sind für gewöhnlich an diesem Merkmale leicht zu erkennen. Was

nun die Rückbildung derselben anbelangt, so ist es einfach unmöglich, die Fülle der verschiedenen Reduktionsgrade auch nur annähernd beschreibend zu erschöpfen (besonders bei *O. gracilis*). Man könnte viele Tafeln mit Zeichnungen derartiger Stadien vollfüllen und wäre noch lange nicht am Ende. Es ist dies auch nicht die Aufgabe der vorliegenden Darstellung. Trotzdem verdient diese Tatsache hervorgehoben zu werden, weil sie so recht deutlich den Kampf des Organismus gegen ein eingefleischtes Erbstück aus früherer Zeit vor Augen führt.

Eines der ersten Rückbildungsstadien ist bei sonst ziemlich normalem histologischem Bau gänzliche Unbeweglichkeit. Ein weiteres Stadium ist dadurch charakterisiert, daß beide Schließzellen zwar noch turgeszieren, aber nach außen vollkommen miteinander verwachsen sind. Und zwar kann sich diese Verwachsung, wie die Querschnitte zeigen, entweder bloß auf die Eisodialöffnung erstrecken oder auf diese und die Zentralspalte. In beiden Fällen sind die Schließzellen im Querschnitte höher und dabei schmäler als sonst, die Bauchwände enge aneinander gepreßt, fast gerade und auch die Rückenwände nur wenig gegen die Nachbarzellen zu vorgewölbt oder fast gerade. Apparate, die auch im Querschnitte vollkommen normalen Bau zeigen, demzufolge prompt funktionieren könnten, sind trotz der sehr großen Anzahl entwickelter Spaltöffnungen sehr selten. Selbst in jenen Fällen, wo die Bauchwand normale Entwicklung der Vor- und Hinterhofleisten zeigte, war die Rückenwand häufig schlaff, gefaltet und ragte in das Innere der Schließzelle hinein, die Zelle selbst war also beinahe turgorlos. Dabei bleibt die Rückenwand noch verhältnismäßig am häufigsten dünn, während die übrigen Membranen sehr oft stark gequollen sind. Diese Fälle ausgenommen, sind die Stomata regelmäßig in verschiedenem Grade auch histologisch stark rückgebildet, die Membranen gequollen und wie der Zelleninhalt gebräunt, kollabiert und nehmen sowohl in der Oberflächen- als der Querschnittsansicht die abenteuerlichsten Formen an, welche sich aus dem jeweiligen Überdrucke der lebenden Nachbarzellen gegen die schon frühzeitig absterbenden, ihres eigenen Turgors beraubten Schließzellen ergeben. Es finden sich auch hier alle früher für *Ruscus Hypoglossum* angeführten Stadien wieder, auf deren erschöpfende Detailbeschreibung ich hier verzichte. Besonders lehrreich sind jene Fälle, wo die Mutterzelle gerade in dem Stadium abstarb, in dem sie sich zur Teilung anschickte. Diese sind dadurch charakterisiert, daß die letztere sowohl Außen- als Innenwand gegen die Mitte der Zelle zu eingeschnürt hat, wodurch der plasmatische Inhalt derselben auf zwei Kammern verteilt wird, die vorläufig noch

durch keine Membran getrennt sind. Ja selbst in jenen Fällen, wo die Teilung der Mutterzelle bereits vor sich gegangen ist, zeigen die beiden Teilungsprodukte derselben die Anlage zur Weiterentwicklung verschieden ausgebildet, was zur Folge hat, daß die eine der anderen in der Entwicklung vorauseilt, obwohl beide schon frühzeitig abstarben, ohne die für ihre spätere Bestimmung charakteristischen histologischen Merkmale erlangt zu haben. Wir haben dann ein Stadium vor uns, in dem die eine Tochterzelle die andere sowohl in der Höhe wie in der Breite bis um das Doppelte übertrifft und zur Seite drängt. Dieser Unterschied in der Entwicklungsfähigkeit beider Schließzellenanlagen ist mitunter so groß, daß die eine sich zu einer fast normalen Schließzelle weiter entwickelt und außer den normalen histologischen Charakteren auch zahlreiche Stärkekörner einschließt, während die andere schon frühzeitig kollabiert und nicht den mindesten Stärkeeinschluß aufweist (Taf. II fig. 6). Eine Eisodialöffnung ist in diesem Falle meist entwickelt. Die Anlage zur Bildung der trennenden Spalte ist überhaupt derartig hochgradig vererbt, daß sie häufig selbst dann zum Durchbruche gelangt, wenn beide Schließzellenanlagen schon absterben, bevor sie noch die ihnen zukommenden histologischen Charaktere angenommen haben. Nur gehen sie dann, wie die Querschnitte zeigen, häufig nicht über die Bildung einer auch in der Längserstreckung sehr beschränkten Eisodialöffnung hinaus (vgl. Taf. II fig. 5). Damit möchte ich die Besprechung der reduzierten Stomata von *Orobanche* schließen. Jedenfalls sind diese angeführten Tatsachen ausgezeichnet geeignet, um zu zeigen, wie hochgradig ein phylogenetisch langsam erworbener anatomischer Apparat erblich fixiert wird, und wie schwer es der Pflanze fällt, denselben selbst dann wieder loszuwerden, wenn er für sie bereits überflüssig geworden ist.

Lathraea.

Die Gattung *Lathraea* gibt uns ein sehr wertvolles Vergleichsobjekt mit der vorigen Gattung ab, weil abgesehen von der Untersuchung der Spaltöffnungen auch eine Prüfung derselben auf den Chlorophyllgehalt vorliegt, wir also auch hier in der Lage sind, die gegenseitigen Beziehungen zwischen der Reduktion des Assimilations- und Durchlüftungssystems klar zu überblicken. Rücksichtlich des Chlorophyllgehaltes stellt dieselbe, wie schon aus ihrer Farbe zu erwarten war, das genaue Gegenteil von *Orobanche* dar. Während Pfeffer seinerzeit die Schuppenwurz als einen „sehr chlorophyllarmen" Parasiten bezeichnete, haben die späteren Untersuchungen H. Krauses ergeben, daß sich in dem Alkoholextrakte aus den

Blättern derselben wenigstens auf spektroskopischem Wege nicht die geringsten Spuren von Chlorophyll nachweisen lassen.[1]) Dieser Höhepunkt der Reduktion des Chlorophylls steht in vollem Einklange mit der weitgehenden Unterdrückung der Stomata, selbstverständlich unter Berücksichtigung des zeitlichen Vorsprunges, den dem früher Gesagten zufolge das Assimilationssystem den Ausführungsgängen des Durchlüftungssystemes immer voraus hat. Aus dem Widerstreite der Meinungen, welchen das namentlich den älteren Beobachtern ganz rätselhafte Auftreten dieser Organe hervorrief, seien bloß die folgenden Daten hervorgehoben.

Nachdem der älteste Untersucher der Schuppenwurz, der englische Forscher Bowman ausdrücklich betont hatte, daß weder die Blätter noch der Stamm, Blütenstiele und Bracteen Stomata besitzen, wurden dieselben zum erstenmal von Duchartre mit Bestimmtheit für den Stengel und die Blätter von *L. clandestina* nachgewiesen.[2]) Am Stengel (Blütenschaft) fand er sie selten, an den Blättern dagegen ziemlich verbreitet. In der auf den Stengel bezüglichen Originalstelle heißt es: „Par un examen attentif de cet épiderme j'y ai reconnu des stomates rares, il est vrai, mais bien conformés." Und zwar sind sie der Angabe Duchartres zufolge nicht nur „bien conformés", sondern an einer anderen Stelle (l. c. p. 154) gibt er sogar für die Stomata der Blätter den Besitz einer Atemhöhle an. Vier Jahre später fand sie Lory ziemlich verbreitet in der Epidermis des Fruchtknotens von *L. squamaria* und erwähnte auch bereits, daß sie regelmäßig runde Stärkekörner führen; dagegen konnte er sie auf den übrigen Organen der Pflanze nicht finden (l. c. p. 164). Im folgenden Jahre bestätigte Duchartre seine frühere Angabe für *L. clandestina* und machte die merkwürdige Angabe, daß die, ohnedies

[1]) Pfeffer, Über fleischfressende Pflanzen und über die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe überhaupt, Landwirtschaftl. Jahrb. VI, Berlin 1877 p. 991; Krause, Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane v. Lathraea squamaria, Inaugural-Diss. Breslau 1879 p. 24.

[2]) Bowman, On the parasitical connection of Lathraea squamaria and the peculiar structure of its subterranean leaves. Transact, of the Linn. Soc. Lond. XVI 1829—33 p. 411, 413, 417 und 418. Auch Solms-Laubach schloß sich in seiner Dissertation De Lathreae generis positione systematica, Berlin 1865 Teil VI, dieser Ansicht an. Duchartre, Observations sur la Clandestine d'Europe (L. clandestina). Ann. d. sc. natur. II. Sér. Bd. XX 1843 p. 149 und 154. Zwar gibt Lory (l. c. Fußnote 5) bereits Schleiden als Beobachter derselben bei L. squamaria an; doch war es mir ebensowenig wie Krause möglich, in den mir zur Verfügung stehenden Schriften Schleidens die betreffende Stelle zu finden. Auch in den bekannten auf unsere Gattung bezüglichen, mir zugänglichen Untersuchungen Heinrichers konnte ich keine auf das Vorkommen von Spaltöffnungen bezügliche Angabe finden.

schon auf den jungen Trieben sehr seltenen, Spaltöffnungen später verschwinden, da er sie an bereits ausgewachsenen Stengeln vergebens suchte.[1]) De Bary reproduzierte später die Angaben Bowmans und Duchartres, ohne Neues hinzuzufügen.[2]) Chatin gibt für den Blütenschaft von *L. clandestina* das allerdings seltene Vorkommen von Spaltöffnungen an, sowie ihre Abwesenheit am Rhizom dieser Art und am Stamme und den Blättern der *L. squamaria.*[3]) Alle diese Angaben beschränken sich jedoch auf das bloße Vorkommen, im günstigsten Falle auf den Stärkeeinschluß. Der einzige, der meines Wissens bisher nicht nur eine ausführliche Beschreibung des Baues, sondern auch der Entwicklungsgeschichte der Stomata lieferte, ist H. Krause. Er fand sie bei *L. squamaria* sowohl am Stengel als an den Blättern und zwar auf Ober- und Unterseite derselben. Seinen Angaben entnehme ich folgende Daten. Die Stomata sind über die Epidermis erhaben. „Der längere Durchmesser halbiert beide Schließzellen, der kürzere fällt mit der Grenzfläche derselben zusammen; es stehen somit der längere Durchmesser des ganzen Organes und derjenige der Öffnung selbst senkrecht aufeinander, während im allgemeinen bei Spaltöffnungen die längeren Durchmesser parallel laufen, resp. zusammenfallen“ (vgl. l. c. 19—21). Weiters erwähnt er, daß dieselben konstant weit geöffnet sind und stets eine Atemhöhle besitzen. Auf eine spezielle Darstellung der Angaben Krauses über die Entwicklung derselben verzichte ich hier, da sie für unsere Zwecke belanglos sind. Wir ersehen aus diesen Angaben, welche ich in allen Einzelheiten bestätigen kann, daß wir es auch hier mit rückgebildeten Spaltöffnungen zu tun haben, die sich in ihrer qualitativen und numerischen Ausbildung als echte Erbstücke qualifizieren. Weiters ist der Befund bei *Lathraea* deshalb lehrreich, weil sowohl der vollständige Chlorophyllmangel als das sehr seltene Auftreten der Stomata am Stengel in vollem Einklange miteinander stehen, und andererseits das gegenteilige Verhalten bei *Orobanche* gerade von diesem Gesichtspunkte aus um so verständlicher erscheint. Nur über das häufigere Auftreten derselben am Fruchtknoten wären noch einige Worte zu sagen. Der Fruchtknoten stellt bekanntlich sehr häufig vor dem Ausreifen der Samen ein sehr ausgiebiges Assimilationsorgan dar, dessen Assimilations-

[1]) Duchartre, Observations anatomiques et organogén. sur la Clandestine d'Europe, Mém. prés. à l'Acad. d. Sc. de l'Instit. nation. d. France X. Paris 1848 p. 438 ff.

[2]) l. c. 1877 p. 49.

[3]) l. c. 1892 p. 91, 92, 97.

tätigkeit für das Ausreifen der Samen zweifelsohne ganz bedeutend mit in die Wagschale fällt. Bei der großen Wichtigkeit der Samenernährung für die Erhaltung der Art, der zuliebe die Natur ja soviel Aufwand nicht nur an Bildungsmaterial, sondern auch an Bildungsvermögen opfert, erscheint es ganz begreiflich, daß gerade hier die vollständige Rückbildung der hier so wichtigen Assimilationstätigkeit erst verhältnismäßig spät eingetreten ist. Dies macht es wieder andererseits erklärlich, daß sich gerade hier ein an diese ehemalige Funktion geknüpftes Organ viel länger als an anderen vegetativen Teilen der Pflanze erhalten hat. Jedenfalls hat die Pflanze die Assimilationstätigkeit des Fruchtknotens erst dann vollständig aufgegeben, bis der Holoparasitismus soweit entwickelt war, daß die Ernährung der Samen auf diesem Wege vollkommen gesichert war. Anders dagegen ist das Auftreten der Stomata auf den Blumenblättern und Fruktifikationsorganen von Parasiten und Saprophyten zu beurteilen, da sie hier ja auch bei autotrophen Pflanzen vorkommen, und ihnen hier tatsächlich eine im gegenwärtigen physiologischen Haushalte der Pflanze begründete Funktion zukommt.

Außer den eben für die Gattungen *Orobanche* und *Lathraea* geschilderten Fällen finden sich innerhalb der Familie der *Orobanchaceen* nach Chatin noch bei folgenden Arten am Blütenschafte vereinzelte Spaltöffnungen, über deren speziellen Bau genaue Angaben fehlen:

Phelipaea indica G. Don.	Chatin,	l. c.	p. 71	tab.	XV.
„ *arenaria Walp.*	„	„	„ 74	„	XV.
„ *coerulea C. A. Mey.*	„	„	„ 76	„	XVI.
Epiphegus virginianus Bart.	„	„	„ 79	„	XVII.
Conopholis americana Wallr.	„	„	„ 82, 83	„	XVIII.
Aeginetia indica Roxb.	„	„	„ 103	„	XXV.
Boschniakia glabra C. A. Mey.	„	„	„ 100	„	XXIV.

Scrophulariaceae.

Für die Schuppen von *Hyobanche sanguinea*, welche nach v. Wettstein deutliche Verwandtschaftsbeziehungen zu den *Orobanchaceen* zeigt,[1] gibt Chatin (l. c. p. 107) das vereinzelte Vorkommen von Spaltöffnungen an und bildet sie auf Taf. XXVI fig. 3''' ab.

[1]) v. Wettstein, Scrophulariaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien IV 3b p. 97.

Balanophoraceae.

Für diese Familie galt von jeher der völlige Mangel an Spaltöffnungen als einer der wichtigsten anatomischen Charaktere, wie aus den übereinstimmenden Angaben sämtlicher Untersucher derselben hervorgeht, so Chatins, Englers, Solereders u. a.[1]) Trotz alledem konnte ich es gerade auf Grund phylogenetischer Überlegungen nie recht glauben, daß bei der so reichlichen Schuppenblattentwicklung derselben die Vererbung der Stomata gänzlich ausgelöscht sein sollte. Eine wertvolle Bestätigung erfuhr mein Verdacht durch die erst vor wenigen Jahren von Pirotta und Longo gemachte Entdeckung des Auftretens von Spaltöffnungen bei *Cynomorium coccineum L.*, welche noch in demselben Jahre von Baccarini und Cannarella bestätigt wurde.[2]) Pirotta und Longo fanden dieselben an den Bracteen der Infloreszenz, in den Staubblüten, am Staubgefäß und überdies am Stylodium. An diesen Organen sind sie nicht einmal selten, namentlich an den Bracteen sollen sie mitunter mehr oder weniger zahlreiche Gruppen bilden. Baccarini und Cannarella geben an, daß sie an den untersten Schuppen des horizontalen Stammteiles sehr selten sind, jedoch an den Schuppen der aufrechten Stengelregion häufiger werden und am zahlreichsten an den Bracteen und Bracteolen auftreten. Diese Tatsache ist gerade in phylogenetischer Hinsicht deshalb wertvoll, weil sich bei den Saprophyten dieselben Verhältnisse wiederholen. Immer kommt die Blütenregion in der Rückbildung dieses Apparates zuletzt an die Reihe. Die Begründung dieser Erscheinung ergibt sich aus dem oben (p. 68) Gesagten. Die Stomata sind in verschiedenem Grade eingesenkt, wodurch sie bei oberflächlicher Beobachtung leichter entgehen können, was zum Teile wenigstens die allgemeinen negativen Angaben über ihr Vorkommen erklärt. Nach der Beschreibung und den Abbildungen der beiden ersteren Autoren zu schließen scheinen sie im allgemeinen sowohl qualitativ als numerisch weniger stark rückgebildet zu sein als jene der *Orobanche*arten. Ebenso wie bei diesen führen sie regelmäßig Stärke. Zwillings-, Drillings-, ja selbst Vierlingsbildungen sind keineswegs selten, dazwischen finden sich alle möglichen Rückbildungsstadien,

[1]) Chatin, l. c. p. 536; Engler, Balanophoraceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. III, 1 p. 245; Solereder, System. Anatomie d. Dicotylen 1899 p. 832.

[2]) Pirotta e Longo, Sulla presenza e sulla forma degli stomi nel Cynomorium coccineum L., Atti dell. R. Accad. d. Lincei, Ser. V Rendiconti Vol. VIII 1899, I. Semestre p. 98—100; Baccarini e Cannarella, Sulla struttura e biologia del Cynomorium coccineum L., daselbst p. 317—320.

auf deren nähere Beschreibung die beiden Autoren nicht eingehen, bei denen sich übrigens auch nicht der geringste Hinweis auf eine eventuelle phylogenetische Begründung dieses Vorkommens findet. Gerade vom historischen Standpunkte aus ist es besonders lehrreich zu sehen, wie sowohl auf einem sehr ursprünglichen Anfangsstadium des Apparates gewisse Züge ebenso häufig wiederkehren wie bei weitgehender Rückbildung desselben. Die Heranziehung von mehr als zwei Zellen zur Dienstleistung des Apparates findet sich, wie bereits im ersten Abschnitte erwähnt wurde, am Sporogon der Laubmoose nicht selten (vgl. oben p. 38 und Abschn. IV), also an einem Organismus, dessen Spaltöffnungsapparat noch keine weit zurückreichende Vergangenheit hinter sich hat, dessen Epidermis demgemäß in der Induktion der Anlagen desselben in ihren Zellen gewissermaßen noch nicht genug gefestigt ist. In diesem Sinne erscheinen gerade derlei Bildungen vollkommen verständlich, sie erscheinen um so verständlicher, da ja, wie wir später sehen werden, die Heranziehung von bloß zwei Schließzellen zum Bewegungsmechanismus des Apparates den nunmehr erreichten Höhepunkt der Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis darstellt, dem zweifellos die Heranziehung einer größeren Zahl von Epidermiszellen phylogenetisch vorausgegangen ist. Soll nun der Apparat infolge Einstellung seiner Funktion durch Rückbildung der Assimilationstätigkeit ebenfalls rückgebildet werden, so wird dieselbe am wirksamsten bei der Induktion der Mutterzellenanlagen einsetzen. Durch allmähliche Herabsetzung der bisher gefestigten Induktion der Arbeitsteilung innerhalb der Epidermiszellen kommt schließlich ein Stadium zustande, welches dem ursprünglichen Zustande einer Epidermis, die nach dieser Richtung erst eine kurze Vergangenheit hinter sich hat, ziemlich nahesteht und demgemäß zu ähnlichen Produkten führt wie dort.

Rafflesiaceae.

(Taf. IV Fig. 16.)

Daß das Gros der Vertreter dieser Familie, deren Vegetationsorgane auf einen gliederungslosen, immatrikalen Thallus reduziert sind, für unsere Zwecke nicht in Betracht kommen kann, bedarf keiner weiteren Begründung.[1]) Aber auch für *Cytinus hypocistis L.*, welche an ihrer Blütenstandsachse reichlich Schuppenblätter ausbildet, gibt Chatin (l. c. p. 503) sowohl für den Stengel als die Schuppenblätter den vollständigen Mangel an Spaltöffnungen an.

[1]) Vgl. Unger, Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Pflanzen, Ann. d. Wiener Mus. II 1840 p. 37.

Soweit die Angaben der Autoren. Um so wertvoller war für mich der Nachweis des Auftretens von Spaltöffnungen bei dem einzigen mir zur Verfügung stehenden Vertreter dieser Familie, bei *Cytinus Hypocistis L.* Die Spaltöffnungen treten hier an den untersten Schuppenblättern und zwar an der Außenseite derselben, also ihrer morphologischen Unterseite auf, und zwar gewöhnlich sehr vereinzelt, manchmal jedoch selbst in größerer Zahl. An den oberen Blättern fand ich sie an den drei mir vorliegenden Exemplaren nicht, bin aber fest überzeugt, daß eine an einem reichlicheren Materiale vorgenommene Untersuchung sie, wenn auch nur vereinzelt, auch dort nachweisen wird. Ihre Längsachse zeigt wie gewöhnlich bei den Dicotylen keine bestimmte Orientierung zur Längsachse des Blattes, sondern bildelt mit derselben alle möglichen Winkel. Die Stomata sind ausnahmslos rückgebildet und völlig funktionslos. Da die Schließzellen schon frühzeitig kollabiert sind, ergibt sich für sie aus ihrem jeweiligen Anschlusse an die benachbarten Epidermiszellen ein zumeist mehr oder weniger polygonaler Umriß, wie dies an rückgebildeten Spaltöffnungen der Laubmoose beispielsweise häufig zu sehen ist. Bei hoher Einstellung erweist sich die Eisodialöffnung nicht selten vollkommen verwachsen wie in den von mir für untergetauchte Organe nachgewiesenen Fällen.[1]) Seltener ist sie stärker geöffnet und dann meist fast kreisrund. Wie die Querschnittsansichten zeigen, ist die Zentralspalte meist verwachsen. In den einfachsten Fällen bekommt man dann ähnliche Bilder, wie ich sie früher für *Ruscus* geschildert habe (p. 54 Taf. II fig. 2), wo die für die Schließzellen charakteristischen Vor- und Hinterhofleisten noch zum größten Teile erhalten waren. Häufiger sind jedoch letztere bloß sehr schwach angedeutet, wodurch ein weiter Vorhof und ein deutlicher Hinterhof zustande kommen. Eine normale Atemhöhle fand ich niemals entwickelt; als letzte Reste derselben finden sich kleine Intercellularräume zwischen den Innenwänden der Schließzellen und um den Membranen der unmittelbar darunterliegenden Zellen des Grundgewebes (vgl. Taf. IV fig. 16). Aber auch diese können fehlen, und der Vorhof kann bloß in Form eines sehr schmalen und dazu meist unsymmetrisch verlaufenden Einschnittes angedeutet sein. Dasselbe gilt für den Hinterhof, wo die sehr schwach ausgeprägten Hinterhofleisten derart aneinander gespreßt und direkt übereinander verschoben erscheinen, daß nur ein sehr feiner Kanal übrig bleibt. Neben diesen Rückbildungsstadien finden sich beinahe alle oben (p. 63—64) für *Orobanche* angegebenen Stadien,

---

[1]) Vgl. Porsch l. c. 1903.

auf die ich hier verweise. Stärke fand sich in den Schließzellen niemals vor. Die von den früher erwähnten italienischen Autoren nachgewiesenen Zwillingsbildungen konnte ich bloß in zwei Fällen beobachten.

Hydnoraceae.

Der von den wenigen Autoren,[1]) welche Gelegenheit hatten, diese werkwürdigen und seltenen Parasiten zu untersuchen, angegebene völlige Mangel an Spaltöffnungen findet hier seine einfache topographisch-anatomische Erklärung in der Tatsache, daß die Oberfläche sämtlicher Teile, wenigstens im entwickelten Zustande von Periderm eingenommen wird. Eine genaue histologische Untersuchung der jugendlichen Epidermis steht derzeit noch aus.

Lennoaceae.

Im Gegensatze zu den vorigen wird für diese Familie von ihrem Monographen Solms-Laubach eine spaltöffnungsreiche Epidermis angegeben.[2]) Dieser Befund steht in vollem Einklange mit der außergewöhnlich reichen Schuppenblattentwicklung dieser Familie.

Convolvulaceae.

Cuscuta.

Auch für diese Gattung haben die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen trotz vielfacher Wiedersprüche einzelner Autoren schließlich dasselbe Ergebnis geliefert, daß als seltenes Erbstück am Stamme dieser zwar nicht gänzlich chlorophyllosen, aber dennoch niemals grünen[3]) Parasiten Spaltöffnungen auftreten. Auch hier bedurfte es eines langen Widerstreites der Meinungen, bis diese der gewöhnlichen Schulmeinung so gänzlich zuwiderlaufende Tatsache allgemeine Anerkennung fand, wenn es auch trotz alledem merkwürdigerweise niemals versucht wurde, dieselbe als phylogenetisch notwendig zu erklären. Meines Wissens war auch hier Unger der erste, der nicht nur das „äußerst sparsame" Vorkommen von Spaltöffnungen für

---

[1]) De Bary, Prosopanche Burmeisteri, eine neue Hydnoree aus Südamerika, Abh. d. naturf. Ges. zu Halle X 1868 p. 254; Schimper, Die Vegetationsorgane von Prosopanche Burmeisteri, daselbst XV 1880—82; Chatin l. c. 1892 p. 503.

[2]) Solms-Laubach, Die Familie der Lennoaceen. Halle 1870 p. 30. Vgl. Drude in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. IV 1, p. 12.

[3]) Peter, Convolvulaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. IV 3a p. 7; Peirce, A Contribution to the physiology of the genus Cuscuta, Ann. of Bot. VIII 1894 p. 53 ff.

Cuscuta rückhaltlos aussprach, sondern auch eine gute Abbildung derselben gibt.[1]) Nach Unger gab sie Uloth im Gegensatze zu Mohl und Decaisne für den älteren Stamm von *Cuscuta europaea* an.[2]) Trotz alledem stellte sich später Dorner wieder im Gegensatze zu Unger mit Entschiedenheit auf den Standpunkt Mohls und gab an, bei *C. epithymum* trotz genauesten Nachsuchens keine Spuren von Spaltöffnungen gefunden zu haben.[3]) Die Unger-Ulothschen Angaben wurden später von L. Koch auf Grund sorgfältiger Untersuchungen einer größeren Artenanzahl bestätigt.[4]) De Bary und Solereder rekapitulieren die Ansichten Ungers und Uloths.[5])

Meine eigenen auf *Cuscuta europaea* gegründeten Untersuchungen ergaben eine Bestätigung der Unger-Ulothschen Angaben. Die Stomata treten am Stamme vereinzelt auf und zeigen in der Oberflächenansicht in der Regel eine stark reduzierte Eisodialöffnung. Seltener ist diese ganz verwachsen.

Saprophyten.

Da die gegenwärtig vollständig oder fast vollständig chlorophylllosen Humusbewohner zweifellos ebenso wie die Holoparasiten von autotrophen, selbständig assimilierenden Vorfahren abstammen, waren bei ihnen genau dieselben Verhältnisse wie bei diesen zu erwarten. Trotz alledem zeigt uns ein Einblick in die einschlägige Literatur, daß man sich, wenige Ausnahmen abgesehen, auch hier im allgemeinen mit der Angabe begnügt, daß für sämtliche Saprophyten der gänzliche Mangel an Spaltöffnungen an Blatt- und Stengelorganen charakteristisch sein soll. Auf diesem Standpunkte steht beispielsweise, um einen der neueren Autoren zu nennen, auch noch Johow, der die chlorophyllfreien Humusbewohner zum Gegenstande zweier ausgezeichneter

---

[1]) Unger, Exantheme der Pflanzen. Wien 1833 p. 49 Taf. I fig. 3.

[2]) Mohl, Über den Bau und das Winden und Ranken der Schlingpflanzen. Tübingen 1827 p. 94; Decaisne, Sur la structure anatomique de l. Cuscuta et du Cassytha, Ann. d. sc. nat. III. Sér. Bot. Tom. V 1846 p. 248; Uloth, Beiträge zur Physiologie der Cuscuteen. Flora 1860 p. 278 t. III fig. 21.

[3]) Dorner, Die Cuscuteen der ungarischen Flora. Linnaea XXXV 1867—68 p. 132—133.

[4]) Koch, Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen. Botan. Abh., herausgegeben von Hanstein Bd. II 3. Heft 1874 p. 21 und 64.

[5]) De Bary, l. c., Solereder l. c. 1899 p. 648. Die neueste umfangreiche Arbeit Mirandes (Recherch. physiologiques et anatom. sur les Cuscutacées, Thèse Paris 1900) stand mir leider nicht zur Verfügung, um eventuelle diesbezügliche Angaben einbeziehen zu können.

vergleichend-anatomischer Untersuchungen gemacht hat und bloß *Epipogum aphyllum* hiervon auf Grund der bekannten De Baryschen Angabe davon ausnimmt.[1]) Die wenigen Angaben, welche das vereinzelte Vorkommen von Spaltöffnungen behaupten, beschränken sich auf die bloße Feststellung ihrer Anwesenheit ohne näheres Eingehen auf ihren Bau und ohne jeden Versuch einer phylogenetischen Erklärung dieser Erscheinung. Ich habe daher, soweit mir entsprechend konserviertes Material zur Verfügung stand, die in Frage kommenden Arten selbst einer genauen Nachuntersuchung unterzogen, deren Ergebnisse ich im folgenden kurz mitteile und deren Besprechung ich die wenigen Angaben früherer Autoren, soweit ich von ihnen Kenntnis erhielt, vorausschickte.

Burmanniaceae.

(Taf. IV Fig. 12.)*

Für sämtliche nichtgrünen Vertreter dieser Familie ist nach Johow (l. c.) der völlige Mangel an Spaltöffnungen charakteristisch. So fehlen sie bei den ungefärbten Arten *Gymnosiphon trinitatis, Apteria setacea Nutt., Gymnosiphon tenellus* und *refractus Benth. u. Hook. Dictyostegia orobanchioides (Hook) Miers*, finden sich dagegen bei den chlorophyllführenden Arten wie *Burmannia capitata, (Michx.) Mart.*

Dank dem freundlichen Entgegenkommen Herrn Dr. Figdors, welcher mir ein von ihm auf Java gesammeltes in Alkohol konserviertes Exemplar von *Burmannia (Gonyanthes) candida Bl.* zur Verfügung stellte, war es mir möglich, auch einen Vertreter dieser Familie zu untersuchen. Die Spaltöffnungen treten hier äußerst selten auf und sind auf die Unterseite der kleinen Schuppenblättchen beschränkt. Wie selten sie sind, mag daraus hervorgehen, daß der Stengel mit acht Schuppenblättchen im ganzen bloß drei Stomata aufwies. Sie sind ausnahmslos rückgebildet. Bei der Seltenheit und Ungewißheit dieses Auftretens war ich ausschließlich auf das Studium der Oberflächenansicht angewiesen (vgl. Taf. IV fig. 12).* Die Eisodialöffnung tritt als äußerst schmaler Schlitz auf und die stark lichtbrechenden und cutinisierten Ränder derselben sind auffallend verdickt. Bei Tiefeneinstellung wird die äußerst schmale Zentralspalte und Opisthialöffnung sichtbar. Jedenfalls reicht nach der großen Seltenheit des Auftretens der Stomata der Saprophytismus dieser Art phylo-

[1]) Johow, Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens, biologisch-morphologisch dargestellt, Pringsh. Jahrb. XVI 1885 p. 434; Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgesch. Verhältnissen, daselbst XX 1889 p. 506, De Bary l. c. p. 49.

genetisch schon weit zurück, wie sich dieselbe auch in der Reduktion des Androeceums vom Urtypus sehr weit entfernt hat.[1])

Orchidaceae.

Neottia nidus avis Rich.

(Taf. II Fig. 3—4.)

Von den wenigen saprophytischen Orchideen beansprucht diese Art das meiste phylogenetisch-anatomische Interesse. Wie zuerst Wiesner überzeugend nachgewiesen hat, besitzt diese Art tatsächlich echtes Chlorophyll und zwar ist dasselbe, wie die Einwirkung der verschiedenen Lösungsmittel und Reagentien gezeigt hat, ausschließlich an die lichtbraunen Chromatophoren gebunden, denn nur diese Organe sind durch die entsprechenden Lösungsmittel zum Ergrünen zu bringen (Wiesner l. c. p. 581). Das Chlorophyll tritt also auch gegenwärtig nur in jenen Organen des Zellkörpers auf, welche phylogenetisch wahrscheinlich aus den Chloroplasten oder wenigstens Chloroplastenanlagen hervorgegangen sind, also in jenen Organen, auf die es auch früher zur Zeit der selbständigen Ernährungstätigkeit der grünen Vorfahren unserer Pflanze beschränkt war. Hier hat es sich aber in geringen Spuren noch bis auf den heutigen Tag erhalten, und diese Reduktion des Chlorophyllapparates findet, wie wir gleich sehen werden, ihr Analogon in dem Grade der Rückbildung des Spaltöffnungsapparates. Der einzige Autor, der meines Wissens allerdings bloß als große Seltenheit für die Epidermis des Stammes (Blütenschaftes) Stomata angibt, ist Lory (l. c. 1847 p. 163—164); alle übrigen älteren und neueren Autoren geben übereinstimmend den völligen Mangel derselben an, so Bowman, Prilleux, Drude, De Bary, Johow.[2]) Meine eigenen Untersuchungen haben die Lorysche Angabe vollauf bestätigt. Ich fand dieselben sehr zerstreut am Blütenschaft, etwas häufiger am Fruchtknoten. Sowohl in qualitativer als in numerischer Beziehung ist ihr Verhalten bei verschiedenen Individuen verschieden, eine glänzende Bestätigung nicht nur ihres Charakters als reduzierte, sondern auch funktionslose Organe. Wenn sie auch in der Regel

---

[1]) Vgl. Engler, Burmanniaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien II 6 1889 p. 46.

[2]) Bowman l. c. 1829—33 p. 410 Fußn.; Prilleux, Structure anatomique et mode de végétation du Neottia nidus avis, Ann. d. sc. natur. Sér. IV Bot. 5 1856 p. 276; Drude, Die Biologie von Monotropa hypopitys L. und Neottia nidus avis L. Göttingen 1873 p. 6; De Bary l. c. p. 49; Johow l. c. 1885 p. 434.

nicht die früher für die *Orobanchen* angegebenen weitgehende Reduktion zeigen, so sind sie dennoch fast immer vollkommen funktionslos, wie aus dem gleich zu besprechenden Bau hervorgeht. Ihre Form ist gewöhnlich verzerrt, so zwar, daß entweder beide Schließzellen parallel zur Längsachse des Apparates gegeneinander verschoben sind oder die einzelnen Schließzellen auffallend stark halbkreisförmig bis fast S-förmig gekrümmt sind (vgl. Taf. II fig. 3). Dazu kommt, daß die Spalte und zwar sowohl Eisodialöffnung als Zentralspalte meist weit geöffnet ist. Es ist einleuchtend, daß ein Apparat mit den eben geschilderten Merkmalen schon deshalb nicht normal funktionsfähig ist, weil durch die oft sehr weitgehende Verschiebung beider Schließzellen selbst in dem Falle, als ihr sonstiger histologischer Bau normal wäre, die Mechanik derselben gestört ist. Die Atemhöhle ist in der Regel, wie die Tiefeneinstellung ergibt, noch ziemlich deutlich entwickelt. Stärkeeinschlüsse fand ich nur ausnahmsweise. Außer diesen unbeweglichen verzerrten Spaltöffnungen finden sich, wenn auch nur sehr selten, solche, die in der Oberflächenansicht beinahe normal aussehen, aber bei Einstellung auf die Zentralspalte, also auf die mittlere Höhe der Schließzellen keinen Intercellularraum ergeben. Um genauer festzustellen, wie weit diese Verwachsung gehe, unterzog ich mich der mühsamen Aufgabe, mehrere Blütenschäfte in Querschnittserien zu zerlegen, um so in der großen Anzahl von Querschnitten vielleicht ein derartiges Stadium zu treffen, was mir auch einmal gelang (vgl Taf. II fig. 4). Die Querschnittsansicht zeigt hier, daß beide Schließ zellen in ihren ausschlaggebenden histologischen Merkmalen normal gebaut sind, normale Vor- und Hinterhofleisten zeigen, jedoch dadurch abweichen, daß die Bauchwände in ihrer Mitte eine Strecke weit verwachsen sind. Beide Bauchwände sind demgemäß durch eine Cellulosebrücke miteinander verbunden. Auch hier war die Atemhöhle deutlich entwickelt (vgl. Abb.). Daß ein derartiger Apparat vollständig funktionslos ist, bedarf keiner weiteren Begründung. Zur Bedeutung dieses Befundes sei hervorgehoben, daß es sich um vollkommen ausgewachsene Blütenschafte mit bereits befruchteten Blüten handelte, also bloße Entwicklungsstadien ausgeschlossen sind.

Epipogon aphyllus Sw.

(Taf. II Fig. 18.)

Für das Rhizom dieser Art gab bereits De Bary (l. c.) das Vorkommen von Spaltöffnungen an, eine Angabe, der sich, wie bereits erwähnt, Johow (l. c.) und neuerdings auch Mac Dougal an-

schloß.[1]) Die Schuppenblätter wurden von Schacht anatomisch untersucht und besitzen diesem Autor zufolge weder Gefäßbündel noch Spaltöffnungen. An zwei mir zur Verfügung stehenden Exemplaren dieser Art konnte ich am Stamme keine Stomata mehr finden. Dagegen treten die von den erwähnten Autoren angegebenen Spaltöffnungen am Rhizome häufig auf. Doch handelt es sich hier ihrem ganzen Bau nach nicht um echte Stomata, sondern um Wasserspalten oder wenigstens anatomisch diesen ähnliche Bildungen, die möglicherweise mit der Wasserversorgung im Zusammenhang stehen. In der Regel besitzen diese eine sehr weite Spalte, welche häufig senkrecht zur Längsachse der Schließzellen ausgezogen erscheint. Beide Schließzellen sind meist von verschiedener Größe und häufig sehr asymmetrisch gelagert. Diese Organe dürfen keineswegs als funktionslose Bildungen betrachtet werden. Dagegen finden sich, wenn auch selten, zwischen diesen sehr vereinzelt, Stomata, deren Spalte durch einen dicken Cutinpfropf bis auf eine äußerst schmale und kurze Eisodialöffnung verschlossen sind (Taf. II fig. 18). Waren dieselben schon durch diesen Bau funktionsunfähig, so erscheint jede weitere Beweglichkeit der Schließzellen noch dadurch aufgehoben, daß letztere infolge frühzeitig verringerten Turgors polygonalen Umriß zeigen, der jedenfalls durch den Überdruck der benachbarten Epidermiszellen bedingt ist (Taf. II fig. 18). Derartige Bildungen sind funktionslose Erbstücke. Jedenfalls reicht nach dem eben Gesagten bei dieser Art der Saprophytismus historisch schon sehr weit zurück, eine Annahme, für die auch ihr sonstiger anatomischer Bau spricht.

Limodorum abortivum Sw.

Nach Johow (l. c. 1889 p. 507) besitzen bloß die Scheidenblätter in ihrer mittleren grünen Partie Stomata, während alle übrigen rotgefärbten Teile der Pflanze spaltöffnungslos sind.

Corallorhiza innata R. Br.

Auch bei dieser Orchidee, welche grüne Scheidenblätter und einen grünen Stengel besitzt,[3]) konnte Johow keine Stomata finden

---

[1]) Mac Dougal, Symbiotic Saprophytism, Ann. of Bot. XIII 1899 p. 44.

[2]) Schacht, Über die Fortpflanzung der deutschen Orchideen durch Knospen. Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Gewächse p. 115 f.; vgl. Goebel, Vergleich. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane in Schenks Handb. III 1. Hälfte 1884 p. 365.

[3]) Bezüglich des Chlorophyllgehaltes dieser Pflanze vgl. Reinke, Zur Kenntnis des Rhizoms v. Corallorhiza u. Epipogon. Flora 1873 p. 151.

(l. c. 1889 p. 507). Dasselbe gilt nach diesem Autor für *Pogoniopsis* spec. und *Wullschlägelia aphylla.* Dagegen besitzen

Aphyllorchis und Lecanorchis

nach MacDougal (l. c. p. 44) Stomata.

Pirolaceae.

Monotropa.

Für unsere einheimische *M. hypopitys L.* im weiteren Sinne[1]) geben fast sämtliche Autoren einstimmig den völligen Mangel an Spaltöffnungen an, so, um bloß die wichtigsten anzuführen, Duchartre, Solmsbach, Drude, De Bary, Kamienski, Johow.[2]) Dagegen gibt Chatin im allgemeinen Teil seiner Besprechung der *Monotropeen* (l. c. 1892 p. 283) für *Monotropa* das seltene Vorkommen von Spaltöffnungen an, nachdem er im speziellen Teil für den Stengel und die Schuppenblätter ihre Abwesenheit angegeben hatte und für die Blütenstiele ihr Vorkommen als fraglich hingestellt hatte. Bezüglich ihrer Abwesenheit am Stengel beruft er sich ohne nähere Quellenangabe auf De Candolle, Unger, Lory und Guillard (l. c. 1892 p. 259 Fußn.). Neuerdings gibt Solereder (l. c. p. 552) an, daß bei einigen *Monotropeen* ausnahmsweise Spaltöffnungen vorkommen.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf *Monotropa multiflora (Scop.) Fritsch.* Die regelmäßig rückgebildeten Stomata treten am Stamme keineswegs selten auf. Ich zählte beispielsweise an einer Stammzone zwischen den Ansatzstellen zweier Blätter deren zweiundzwanzig. Sie sind ausnahmslos funktionslos und unbeweglich. Die dem Normalzustande zunächst stehenden zeigen eine sehr schmale Eisodialöffnung und Zentralspalte. Außerdem kommen aber wie bei *Leiphaimos* vollkommen verwachsene Stomata vor. Die Mutterzelle des Apparates ist eben noch geteilt, aber es fehlt der Intercellularraum zwischen beiden Schließzellen. Aber auch andere Rückbildungs-

---

[1]) Ich zitiere hier absichtlich die ältere Sammelspezies, da sich die Angaben der Autoren auch bloß auf diese beziehen und meist nicht sicher zu entscheiden ist, welche der beiden später unterschiedenen Arten dem Autor zur Untersuchung vorlag.

[2]) Duchartre, Note sur l'Hypopitys multiflora Scop., Revue botan. II 1846—47 p. 14; Sur l'Hypopitys multiflora Scop., Ann. d. Sc. nat. Sér. III Bot. 6 1846 p. 38; Solms-Laubach l. c. 1867—68 p. 519; Drude l. c. 1873 p. 38; De Bary l. c. 1877 p. 49; Kamienski, Die vegetativen Organe der Monotropa Hypopitys, Vorl. Mitteil. Bot. Zeit. 1881 p. 460 und Les organes végétat. du M. Hypopitys. L., Mém. d. l. Soc. nation. d. Sc. natur. et mathém. d. Cherbourg XXIV 1882 S.-A. p. 27; Johow l. c. 1885 p. 434.

stadien kommen vor. Beide Schließzellen sind durch Teilung der Mutterzelle abgeschnürt, die eine entwickelt sich wenigstens ihrem Umfange nach normal weiter, die andere bleibt jedoch frühzeitig im Wachstume zurück, wodurch stark asymmetrische Apparate zustande kommen.

Auf den Blättern fehlen die Stomata in der Regel. Dagegen fand ich sie, wenn auch nur sehr zerstreut, an den Blütenstielen. Doch bin ich fest überzeugt, daß eine auf ein größeres reichlicheres Material gestützte vergleichende Untersuchung ihre Anwesenheit auch für andere Organe nachweisen würde.

Von ausländischen Arten der Gattung *Monotropa* sind meines Wissens bloß die nordamerikanische *M. uniflora L.* und *M. lanuginosa Mich. (Hypopitys lanuginosa Nutt.)* oberflächlich daraufhin untersucht. Erstere Art, welche auch rudimentäre Blätter ausbildet, besitzt nach Chatin (l. c. 1892 p. 252 Taf. L) auf der Unterseite derselben sehr vereinzelt Spaltöffnungen; am Stengel ist ihr Vorkommen nach diesem Autor fraglich. Die zweite Art besitzt ebenfalls nach Chatin sowohl am Stengel als an den reduzierten Blättern sehr vereinzelt Stomata (l. c. 1892 p. 255 u. 256 Taf. LI).

Pterospora andromedea Nutt.

Für diese Art gibt Chatin (l. c. 1892 p. 247) Stomata an und bildet dieselben sogar auf Taf. XLIX ab, sagt aber merkwürdigerweise auf p. 282 desselben Werkes, daß sie derselben fehlen sollen. Neuerdings hat MacDougal ihr Vorkommen für den Stamm und die Schuppenblätter dieser Art sicher nachgewiesen (l. c. 1899 p. 32, 37 u. 38).

Sarcodes sanguinea Torr.

Bei dieser Art macht Chatin (l. c. 1892 p. 270 Fußn.) die Angabe, daß er bloß eine einzige nach außen verschlossene Spaltöffnung an dieser Pflanze fand („j'ai observé un stomate imperforé"). Es ist dies zugleich eine der wenigen Angaben über die tatsächliche Reduktion dieses Apparates. Das Fehlen der Stomata wurde für diese Art neuerdings von Oliver bestätigt.[1]) Trotz alledem bin ich fest überzeugt, daß eine genauere histologische Nachuntersuchung auch bei dieser Pflanze, welche so mächtige, wenn auch rot gefärbte Blattorgane entwickelt, sicher das Vorkommen rückgebildeter Spaltöffnungen ergeben würde (vgl. Olivers ausgezeichnete Abbildung auf Taf. XVII).

---

[1]) Oliver, On Sarcodes sanguinea Torr., Ann. of Bot. IV 1889—91 p. 315.

Schweinitzia odorata Ell.

Diese Art verhält sich nach Chatin (l. c. 1892 p. 264 u. 265) ebenso wie die vorhergehende.

Gentianaceae.

Unter den chlorophyllosen saprophytischen [1]) Vertretern dieser Familie finden sich für folgende Gattungen Angaben über das Vorkommen von Spaltöffnungen: *Cotylánthera, Obolaria, Voyria* und *Leiphaimos.*

Cotylantera.

(Taf. IV Fig. 13.)*

Innerhalb dieser Gattung wurde bisher bloß für die auf Java einheimische *C. tenuis* Bl. das Vorkommen von Spaltöffnungen nachgewiesen und der Bau derselben studiert und zwar zuerst von Figdor und später von Nils Svedelius.[2]) Figdor fand dieselben am Stengel und zwar in der Nähe der Ansatzstellen der Schuppenblätter sowie an der Unterseite der Korollenabschnitte und bildet sie auf Taf. XVI fig. 5—6 ab. Er hebt auch mit Recht hervor, daß dieselben als Regulatoren der Transspiration gänzlich überflüssig sind, da alle sonstigen Einrichtungen der Pflanze nur auf ein Vorkommen in nahezu dampfgesättigter Atmosphäre hinweisen. Die speziellen Angaben Figdors über den Bau derselben wurden neuerdings von Nils Svedelius nicht nur bestätigt, sondern auch erweitert. Im Gegensatz zu Figdor hebt Nils Svedelius hervor, daß dieselben nicht eingesenkt, sondern über die Ebene der benachbarten Epidermiszellen erhaben sind. Eine Atemhöhle ist regelmäßig ausgebildet. Im Texte gibt er zwar an, „daß die Wände der Schließzellen die für wirkliche Spaltöffnungen charakteristischen Verdickungsleisten besitzen, so daß es keinem Zweifel unterliegt, daß *Cotylanthera* wirklich funktionierende Spaltöffnungen besitzt.“ Aber die dem Texte

[1]) Ich folge hier sowohl in biologischer als systematischer Beziehung der Darstellung Gilgs in Gentianaceae, Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. IV 2. Bezüglich der Entscheidung der Frage, ob wir es hier mit Saprophyten oder zum Teile vielleicht mit Parasiten zu tun haben, verweise ich auf Knoblauch, Beiträge zur Kenntnis der Gentianaceae. Botan. Zentralbl. LX 1894 IV. Quart. p. 322 sowie auf die in der nächsten Fußnote zitierte Arbeit Figdors.

[2]) Figdor, Über Cotylanthera Bl. Ein Beitrag zur Kenntnis tropischer Saprophyten, Ann. du jard. d. Buitenzorg XIV 1897 p. 228—229; Nils Svedelius, Zur Kenntnis der saprophytischen Gentianaceen, Bih. till K. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bd. 28 Afd. III 1902 p. 7.

beigefügte Abbildung (l. c. fig. 5) zeigt deutlich, daß sich dieselben auch in der Querschnittsansicht als rückgebildete Stomata erweisen. Sie erinnern bei dieser Schnittführung sehr stark an die von Haberlandt (Physiol. Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 436 fig. 186) abgebildeten Wasserspalten der Spitzen der Gramineenscheidenblätter, deren Merkmale ja auch nichts anderes als Produkte der Rückbildung infolge Einstellung des normalen Bewegungsmechanismus darstellen. Interessant ist, daß die Schließzellen auch gegenwärtig noch sehr stark erhaben sind, was dafür spricht, daß die Art auch schon früher noch zur Zeit ihrer eigenen Assimilationstätigkeit sehr feuchte Standorte bewohnte. Auch dieses, die direkt angrenzenden Nebenzellen der Schließzellen betreffende Merkmal hat sich noch bis heute erhalten.

Herr Dr. Figdor war so freundlich, mir von ihm auf Java gesammeltes Material von *Cotyanthera tenuis Bl.* zur Verfügung zu stellen, dessen Untersuchung folgendes ergab: Bezüglich des Vorkommens der Spaltöffnungen kann ich die Angaben Figdors bestätigen und habe bloß hinzuzufügen, daß sie sich auch in der mittleren Region der Stengelinternodien gelegentlich finden. Bezüglich ihres Baues dagegen kann ich nur den Angaben von Nils Svedelius beipflichten. Die Stomata treten sehr vereinzelt auf, sind deutlich erhaben und besitzen den von Nils Svedelius angegebenen Bau (vgl. p. 80). Außer so gebauten Spaltöffnungen fand ich jedoch auch solche mit beinahe gänzlich verwachsener Eisodialöffnung. Letztere war bloß in Form eines zarten dunklen Striches angedeutet (vgl. Taf. IV fig. 13)*. Auch die Zentralspalte ist, wie die Tiefeneinstellung ergab, nur sehr schmal. Wie bei *Burmannia candida* sind auch hier die die rudimentäre Eisodialöffnung umgebenden Ränder stark verdickt und cutinisiert und bedingen eben durch ihre Verdickung den Verschluß derselben. Weiters finden sich frühzeitig kollabierte und abgestorbene, geteilte und ungeteilte Mutterzellen in derselben Ausbildung, wie ich sie für die konstant untergetauchte Region des Stammes von *Oenanthe aquatica* nachwies.[1]) Jedenfalls handelt es sich sowohl in der Zahl ihres Auftretens als ihrem Gesamtbaue nach deutlich um funktionslose Erbstücke aus früherer Zeit.

Obalaria virginica L.

Für diese Art gibt Chatin (l. c. 1892 p. 139) für die Epidermis des Stengels und der Blätter (sowohl Ober- als Unterseite) das seltene

[1]) Vgl. Porsch, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile. Sitzungsber. d. Wiener Akademie CXII 1903 Taf. I.

Vorkommen von Spaltöffnungen an, was neuerdings von Holm bestätigt wurde.[1])

Voyria coerulea Aubl.

Auch für diese Art konnte Nils Svedelius das sehr spärliche Vorkommen von Spaltöffnungen und zwar auf der Innenseite der Blätter nachweisen. Die von ihm in Fig. 10 wiedergegebene Oberflächenansicht derselben zeigt deutlich den hohen Grad ihrer Rückbildung. Der Querdurchmesser des Apparates übertrifft den Längendurchmesser desselben beinahe um das Doppelte; die beiden unförmigen, sehr stark gekrümmten Schließzellen lassen zwischeneinander eine sehr weit geöffnete Spalte frei. Die Oberflächenansicht erinnert sehr stark an jene von Wasserspalten, eine ganz begreifliche Konvergenz, da ja letztere auch nichts anderes als rückgebildete, in den Dienst einer anderen Funktion gestellte Stomata sind.

Leiphaimos azurea (Krst.) Gilg und L. aphylla (Jacq.) Gilg.

(Taf. IV Fig. 14—15.)

Auch diese beiden Arten besitzen nach Nils Svedelius vereinzelte Stomata, und zwar erstere an den Kelchblättern und reduzierten Schuppenblättern, letztere an der Basis der Innenseite der Kelchblätter und am Kronentubus (l. c. p. 8—11). In der Oberflächenansicht zeigen sie genau dasselbe Rückbildungsstadium wie jene von *Voyria coerulea.* Sie besitzen eine normal entwickelte Atemhöhle und liegen in einer Ebene mit den übrigen Epidermiszellen. Die ursprünglich geäußerte Vermutung des Verfassers, daß es möglicherweise Wasserporen seien, widerlegt er selbst durch den Hinweis, daß nach Perrots Untersuchungen Wasserporen bei den erdbewohnenden Gentianen überhaupt fehlen, und derartige Organe im Widerspruche mit den neueren Untersuchungen Stahls über die Mycorhiza stehen, deren interessante Ergebnisse meines Erachtens ziemlich wohl fundiert dastehen.[2]) Aber auch abgesehen von diesen maßgebenden Einwänden und sonstigen anatomischen Gründen schließt sich diese Möglichkeit von selbst schon durch das ganz gelegentliche, unregelmäßige Vorkommen derselben aus.

---

[1]) Holm, Obalaria virginica, a morphological and anatomical study, Ann. of Bot. XI 1897 p. 375.

[2]) Perrot, Anatomie comparée des Gentianacées, Thesè d. l. fac. d. sc. d. Paris 1899; Stahl, Der Sinn der Micorhizabildung, Pringsh. Jahrb. XXXIV 1900 p. 539 ff.

Dank dem freundlichen Entgegenkommen Herrn Prof. v. Wettsteins, der mir von ihm selbst in Südbrasilien gesammeltes, in Alkohol konserviertes Material von *Leiphaimos aphylla (Jacq.) Gilg* zur Verfügung stellte, war es mir möglich, auch diese Art zu untersuchen. Die Spaltöffnungen treten sehr zerstreut am Stamme, an der Unterseite der reduzierten Schuppenblättchen, der Fruchtknotenwand und an der Außenseite der Kelchblätter auf. Das geringste Reduktionsstadium besteht darin, daß beide Schließzellen, welche übrigens häufig einen deutlichen Größenunterschied zeigen, bis zum Sklerenchymring des Stammes voneinander getrennt sind. In einem stärker reduzierten Stadium sind sie bloß bis zur Mitte der Seitenwand getrennt, also zur Hälfte miteinander verwachsen (vgl. Taf. IV fig. 14). In der Flächenansicht fehlt manchmal die Eisodialöffnung vollständig (Taf. IV fig. 15) oder ist bloß in Form einer sehr schmalen Rinne angedeutet. In anderen Fällen ist bei starkem Größenunterschiede zwischen beiden Schließzellen eine kleine Eisodialöffnung und Zentralspalte entwickelt, und die Umgebung der ersteren durch sehr starke Verdickung der Cutinleisten ausgezeichnet, ein Stadium, welches in ähnlicher Ausbildung an den rückgebildeten Spaltöffnungen der Laubmoossporogone zu sehen ist. Eine Atemhöhle fehlt in der Regel oder sie tritt in Form eines kleinen Intercellularraumes auf.

Ich schließe damit die auf die Parasiten und Saprophyten bezüglichen Angaben, welche alle deutlich beweisen, in wie hohem Grade der Spaltöffnungsapparat, wenn einmal infolge des Bedürfnisses einer Arbeitsnotwendigkeit langsam erworben, erblich fixiert wird. Diese Tatsache findet ihre Weiterführung und ihren Höhepunkt in den gleich zu schildernden, auf die konstant untergetauchten Organe bezüglichen Erscheinungen, zu denen ich hiermit übergehe.

II. Submerse Organe.

Den Höhepunkt der erblichen Fixierung des Apparates stellen wohl jene Fälle dar, wo derselbe nicht nur als ein für die Pflanze überflüssiges Erbstück mitvererbt wird, sondern wo dessen Ausbildung für diese sogar eine gewisse Gefahr einschließt, und die Pflanze in ihrer Unfähigkeit, dieses Erbstück gänzlich zu unterdrücken, zu sekundären Umbildungen desselben greift. Ich habe diesen phylogenetisch besonders bedeutsamen Fall zum Gegenstand einer eingehenderen Untersuchung gemacht, aus deren Ergebnissen ich hier bloß einige der wichtigsten

herausgreifen will und verweise bezüglich aller Einzelheiten auf die ausführliche Darstellung des Originales. [1])

Die zu Beginn dieses Abschnittes betonten Gesichtspunkte führten naturgemäß zunächst zur Forderung, „daß an assimilierenden Organen, welche in verschiedener Höhe ihrer Ausdehnung gleichzeitig dauernd den beiden Medien Luft und Wasser ausgesetzt sind, wobei wegen der wechselnden Höhe des flüssigen Mediums in der histologischen Differenzierung der Epidermis eine scharfe Grenze nicht zu erwarten war, auch in dem dauernd untergetauchten Teile derselben bis zu einer gewissen Tiefe noch Spaltöffnungen entwickelt werden. Am ehesten war dies bei jenen Formen zu erwarten, welche noch nicht ausschließlich oder wenigstens nicht weitgehend dem Wasserleben angepaßt, bei niedrigstem Wasserstande auch auf sumpfigen Boden zu vegetieren imstande sind. Umgekehrt standen bei hochgradig, beziehungsweise ausschließlich an das Wasserleben angepaßten oder zeitlebens gänzlich untergetauchten Formen die Aussichten für die vorliegende Frage viel ungünstiger, da bei der weitgehenden und auch zeitlich weit zurückreichenden Differenzierung nach dieser Richtung hin die vollständige Auslöschung des dem ehemaligen terrestrischen Leben angehörigen Erbstückes vorauszusehen war. Da nun in der Ausbildung des Apparates in der bezeichneten Region zum mindesten die Gefahr der Infiltration der Intercellularräume des Durchlüftungssystems mit Wasser liegt, war eine Umbildung desselben im Sinne einer Verhinderung dieser Eventualität wahrscheinlich" (l. c. p. 2—3 [98—99]). Diese findet, wie aus den im folgenden herausgegriffenen Beispielen hervorgeht, tatsächlich statt, und zwar konnte ich vier Arten dieser Umbildung nachweisen.

I. Abänderung des physiologischen Verhaltens bei sonst normalem histologischen Bau. Dieses Verhalten fand ich an den untergetauchten Stengeln und Blättern von *Callitriche verna L.* und *Hippuris vulgaris L.* Das abweichende physiologische Verhalten bestand darin, daß die Schließzellen auch bei Berührung mit Wasser und unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen die Zentralspalte oder Eisodialöffnung verschließen, in ihrer Wirkungsweise also genau das umgekehrte Verhalten normaler Schließzellen zeigen. (Bezüglich der Begründung dieser Erscheinung vgl. l. c. p. 8 [104].) Dieser Zustand stellt uns sozusagen den ersten Schritt der Umbildung des Apparates dar.

[1]) Porsch, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Mathem. - naturw. Klasse; Bd. CXII Abt. 1 1903. Einen kurzen Auszug aus derselben enthält das oben p. 54 Fußn. 2 zitierte Referat meines Vortrages über die Spaltöffnungen submerser Blattstiele.

II. Vollständige oder teilweise Verwachsung der Eisodialöffnung. Von den daraufhin untersuchten Objekten sei hier bloß *Potamogeton natans* kurz erwähnt. Wie Taf. II fig. 7 zeigt, ist der Apparat gegen das umgebende Wasser dadurch vollständig verschlossen, daß die Cuticula [1]) als geschlossenes Häutchen über den Vorhof hinwegzieht. Die entsprechenden Oberflächenansichten ergeben, daß jede Differenzierung einer Eisodialöffnung fehlt, deren Feld durch die Überwölbung der Cuticula eingenommen wird (vgl. l. c. Taf. I fig. 3). Dabei kann die Zentralspalte offen oder geschlossen sein; der Hinterhof ist stets offen, die Atemhöhle in diesem wie allen folgenden Fällen normal entwickelt.

III. Weitgehende histologische Rückbildung des Apparates in seinen ersten Entwicklungstadien. Während bei den übrigen daraufhin untersuchten Pflanzen weitgehende histologische Rückbildungserscheinungen des Spaltöffnungsapparates selbst an den dauernd untergetauchten Organen nur vereinzelt auftreten, und die Rückbildung dann meist nur einen geringen Grad erreicht, sind dieselben für *Oenanthe aquatica* (L.) Lam. geradezu charakteristisch und erreichen hier ihren Höhepunkt. Auf eine Schilderung dieser einzelnen Rückbildungsgrade glaube ich hier um so eher verzichten zu können, als die meisten derselben mit den oben für *Ruscus* und *Orobanche* angegebenen Verhältnissen wesentlich übereinstimmen und ich verweise hier auf das diesbez. oben Gesagte und die dort angeführten Abbildungen (p. 54, 63—64).

IV. Ausbildung eigener Verschlußeinrichtungen bei auch sonst abweichendem physiologischen Verhalten. Von den zahlreichen hierhergehörigen Spezialfällen seien hier bloß einige der auffälligsten Beispiele herausgegriffen.

Alisma Plantago L.

(Taf. II Fig. 8—9.)

Die histologische Umbildung des normal untergetauchten Apparates geht am besten aus einem Vergleiche der beiden Figuren 8 und 9 hervor. Fig. 8 stellt den Querschnitt durch den normalen Apparat aus den obersten, grünen, auch bei hohem Wasserstande dauernd in Luft befindlichen Teile des Blattstieles, Fig. 9 den untergetauchten dar. Zunächst fällt die größere Höhe der Schließzellen des letzteren im Verhältnis zur Breite dem ersteren gegenüber auf,

[1]) Cuticula hier und in der Folge in kollektivem Sinne als Gesamtbezeichnung für eigentliche Cuticula und cutinisierte Schichten gemeint.

eine Erscheinung, die auch für die meisten folgenden Arten gilt (vgl. Taf. II fig. 10, 11, 12, 13). Die Schließzellen sind auch im lebenden Zustande mit den Bauchwänden fest aneinander gedrückt, wodurch ein ausgiebiger Verschluß der Zentralspalte erzielt wird. Das auffallendste und für den untergetauchten Apparat charakteristischste Merkmal liegt jedoch in dem Verschlusse der Eisodial- und Opisthialöffnung. Die beiden Vorhofleisten schließen nämlich enge aneinander und lassen nur einen äußerst schmalen Kanal zwischeneinander frei. Dabei erfolgt der gegenseitige Anschluß so ausgiebig, daß die eine Leiste durch die andere schief nach aufwärts umgebogen wird, wodurch ein schiefer Kanal zustande kommt (Taf. II fig. 9). Auch die Hinterhofleisten legen sich entweder in gleicher Höhe enge aneinander an (fig. 9) oder sie greifen übereinander.

Calla palustris L.

(Taf. II Fig. 10.)

Bei dieser Art bilden die Vor- und Hinterhofleisten nicht nur wie bei der vorhergehenden durch die Art ihres gegenseitigen Anschlusses eine ausgezeichnete Verschlußeinrichtung, sondern erscheinen jenen des normalen Apparates gegenüber auch in ihrer Entwicklung mächtig gefördert. Das Verhalten der Vorhofleisten ist dasselbe, nur erscheint die von der anderen gedeckte Leiste nicht hinauf-, sondern herabgebogen. Dagegen ist die Zentralspalte meist offen. Die mächtig entwickelten Hinterhofleisten sind fest aneinander gelegt und lassen nur bei genau medianer Einstellung einen äußerst feinen Kanal zwischeneinander frei (fig. 10); bei einer Zwischeneinstellung zwischen dieser und der polaren sind sie miteinander direkt verwachsen. Im wesentlichen dasselbe zeigt *Menyanthes trifoliata L.*, nur wird hier gelegentlich der Hinterhof durch vollständige Verwachsung der beiden Hinterhofleisten verschlossen (Taf. II fig. 11).

Schoenoplectus lacustris (L.) Palla.

(Taf. II Fig. 14—17.)

Der konstant untergetauchte Apparat des Stammes dieser Art unterscheidet sich schon in der Oberflächenansicht bedeutend von dem normalen. Zunächst ist seine Gesamtbreite inklusive Nebenzellen etwas größer als die des normalen (vgl. fig. 15, welche den untergetauchten mit Fig. 14, welche den normalen Apparat darstellt). Weiters sind beide Schließzellen zusammengenommen etwas breiter. Da nun die Eisodialöffnung des untergetauchten Apparates, wenn sie

überhaupt geöffnet ist, gewöhnlich bloß ein Drittel der Breite jener des normalen besitzt, resultiert auch für die einzelne Schließzelle des ersteren eine größere Breite. Dagegen steht ersterer dem letzteren an Länge etwas nach. Ein Vergleich der beiden Abbildungen zeigt weiters, daß die polare Verwachsung der Schließzellen am untergetauchten Apparate viel weiter gegen die Mitte derselben reicht als am normalen, wodurch selbst bei maximaler Öffnungsweite der Eisodialöffnung der Spielraum derselben beträchtlich eingeschränkt wird. In physiologischer Beziehung zeigt der vorliegende Apparat das oben für *Callitriche* geschilderte Verhalten. Seltener erscheint die Eisodialöffnung vollständig verwachsen (fig. 16—17). In diesem Falle ist der Vorhof bloß auf einen engen Spalt reduziert.

Polygonum amphibium L.

(Taf. II Fig. 12—13.)

Die für *Schoenoplectus* als selteneren Ausnahmezustand nachgewiesene vollständige Verwachsung der Eisodialöffnung seitens der Cuticula stellt für den Spaltöffnungsapparat der obersten untergetauchten Region des Schwimmblattstieles obiger Pflanze nicht nur das gewöhnliche Verhalten dar, sondern wird in ihrer Funktion überdies noch durch die Beteiligung der stark entwickelten vorderen Cuticularleisten an der Verschlußeinrichtung unterstützt. Und zwar geschieht dies in folgender Weise. Die denen des normalen Apparates gegenüber deutlich geförderten Vorderleisten (vgl. die beiden Figuren 12 und 13, erstere den normalen, letztere den untergetauchten Apparat darstellend) sind enge miteinander verbunden und lassen zwischeneinander nur selten einen bis zur Cuticula reichenden, sehr feinen Spalt frei, welcher den letzten Rest des ursprünglichen Vorhofes darstellt; zumeist sind sie jedoch vollständig miteinander verwachsen (fig. 13), oder der Spalt reicht weder bis zur Cuticula noch bis zur Zentralspalte beziehungsweise der dieser entsprechenden Region, wie in dem oben für *Schoenoplectus* geschilderten Speziallfalle (vgl. fig. 17). Dagegen unterbleibt regelmäßig der unter den eben geschilderten Verhältnissen auch gänzlich überflüssige Verschluß des Hinterhofes.

Anhangsweise seien hier noch ganz kurz einige jener histologischen Erbstücke erwähnt, welche sich an den phylogenetisch aus echten Spaltöffnungen hervorgegangenen Wasserspalten finden. Bekanntlich unterscheiden sich letztere von ersteren durch eine ge-

ringere Beweglichkeit der Schließzellen, die meist schon früh verloren geht, sehr oft aber auch schon von allem Anfange an fehlt, durch weite offene Spalten und den Mangel oder weitgehender Rückbildung der Verdickungsleisten, welche bei der geringen Beweglichkeit oder völligen Bewegungslosigkeit der Schließzellen auch überflüssig sind. Trotz alledem finden sie sich noch in verschiedenem Grade erhalten (*Secale cereale, Conocephalus ovatus,* Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 436 fig. 186 A, C, *Epipogon aphyllus* nach eigenen Untersuchungen). Noch interessanter jedoch sind jene Fälle, wo, wie auf der Spitze des Scheidenblattes von *Gramineen,* noch das den *Gramineen*typus charakterisierende Typenmerkmal der hier gänzlich überflüssigen Nebenzellen hochgradig erblich fixiert wird (*Secale cereale,* Haberlandt l. c. fig. 186 A, B).

Ganz dasselbe konnte in jüngster Zeit Bobisut für die Wasserspalten der Hochblätter von *Nipa fruticans* nachweisen,[1]) wo die dem Normaltypus angehörigen Nebenzellen auch bei den Wasserspalten noch häufig zur Ausbildung gelangen. Weiter gelang es ihm, die phylogenetischen Übergangsstadien von echten Spaltöffnungen zu den Wasserspalten für diese Art zu finden (vgl. l. c. Taf. I fig. 19 und Text p. 11).

Soviel von den Tatsachen, die für die Allmacht der Vererbung bei unserem Apparate sprechen. Bevor ich dieses Kapitel verlasse, sei noch in Kürze auf einen Spezialfall verwiesen, der auf negativem Wege die bisher gewonnenen Ergebnisse weiter bestätigt.

Ebensoschwer, wie die Pflanze den einmal erworbenen Apparat wieder los wird, ebenso unmöglich ist es andererseits einem Organ, das seiner ganzen Vergangenheit nach keine Veranlassung gehabt hat, diesen Apparat auszubilden, die Fähigkeit zur Ausbildung desselben zu erwerben, auch dann, wenn sie ihn infolge sekundärer physiologischer Umbildung braucht. Von diesem Gesichtspunkte aus ist das Unvermögen der Assimilationswurzeln zur Ausbildung echter Spaltöffnungen phylogenetisch sehr lehrreich. Die Wurzel, ihrer Vergangenheit nach in erster Linie Absorptionsorgan, ist auch als Assimilationswurzel nicht imstande, echte Spaltöffnungen zu bilden. Wie in ihren übrigen Merkmalen, vor allem im Bau des Gefäßbündels, kommt sie auch nach dieser Richtung hin über ihre Wurzelnatur nicht hinaus. Ihre Vergangen-

---

[1]) Bobisut, Zur Anatomie einiger Palmenblätter, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1904.

heit als Assimilationsorgan ist gewissermaßen noch viel zu kurz, um sich die Fähigkeit zur Ausbildung eines die assimilierenden Luftorgane charakterisierenden Apparates erworben zu haben. So greift die Wurzel bei der Notwendigkeit eines Transpirationsregulators zu dem Umweg der Bildung der Pneumathoden.[1] Diese Unfähigkeit zur Ausbildung echter Stomata findet ihre Parallele in dem weiteren Unvermögen der Assimilationswurzeln, ein typisches Palisadengewebe und Schwammparenchym auszubilden, was Haberlandt und Müller für *Taeniophyllum* und ich für *Camphylocentron chlororhizum* nachweisen konnte.[1] Wie in den früher erwähnten Fällen die Vergangenheit maßgebend war für die Unfähigkeit, die Spaltöffnungen als Reste einer ehemaligen Arbeitsnotwendigkeit abzuschütteln, so ist sie umgekehrt bei der Wurzel maßgebend für die Unfähigkeit derselben, echte Stomata überhaupt zu bilden.

Damit schließe ich die Schilderung der auf unsere Frage bezüglichen Detailtatsachen, welche kurz zusammengefaßt folgende Hauptergebnisse lieferten: Der weitgehenden histologischen und cytologischen Komplikation seines Baues entsprechend tritt der Spaltöffnungsapparat als Erbstück einer früheren Arbeitsnotwendigkeit gegenwärtig häufig auch dort noch auf, wo er physiologisch gänzlich überflüssig ist, ja sogar für die Pflanze schädlich werden kann. Ersteres ist der Fall bei allen jenen Blattorganen, welche gegenwärtig nicht mehr oder kaum nennenswert assimilieren, aber phylogenetisch aus assimilierenden Blättern hervorgegangen sind (*Ruscus*, Keimblätter, Blumenblätter, Antheren), weiters bei fast allen von mir und anderen Autoren daraufhin untersuchten nicht grünen Holoparasiten und Saprophyten usw., hier nicht nur an den reduzierten Schuppenblättern, sondern auch am Stamme und anderen Organen. In allen den erwähnten Fällen erscheint dieses Erbstück in verschieden hohem Grade rückgebildet und damit funktionslos. Der Grad der Rückbildung läuft bei Holoparasiten häufig bis zu einem gewissen Grade parallel mit dem Grade der Rückbildung

[1] Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 422; Müller, Über die Anatomie der Assimilationswurzeln von Taeniophyllum Zollingeri, Sitzungsber. d. Wiener Akademie CIX 1900; Porsch, Anatomie der Assimilationswurzeln von Campylocentron chlororhizum Porsch in dessen Orchideenbearbeitung der Ausbeute der unter Prof. v. Wettsteins Leitung 1901 unternommenen Expedition nach Südbrasilien, Denkschr. der Wiener Akad. 1905; daselbst die weitere Literatur.

des Chlorophyllapparates. Selbst an untergetauchten Organen von Pflanzen, deren Anpassung an das Wasserleben phylogenetisch noch nicht weit zurückreicht, wie ihre gegenwärtige amphibische Lebensmöglichkeit zeigt, treten als Erbstücke noch vereinzelt Spaltöffnungen auf. Da die Pflanze dieses Erbstück vorläufig noch nicht vollständig abschütteln kann, ist sie genötigt den eventuellen schädlichen Folgen der Ausbildung derselben durch sekundäre Umbildung seines Baues zu begegnen. Jedenfalls stellt dem Gesagten zufolge der Spaltöffnungsapparat einen Organkomplex dar, der wenn einmal erworben, ohne Rücksicht auf seine jeweilige aktuelle Funktionsnotwendigkeit in hohem Grade erblich fixiert erscheint, ein klarer Hinweis auf die Wichtigkeit der Vergangenheit des Organismus für dessen Bau der Gegenwart.

III. Abschnitt.

Spaltöffnungsapparat und biogenetisches Grundgesetz.

„Wenn die Primärblätter von den Normalblättern abweichen, dann gibt die Blattreihe des Hauptsprosses bis zur Erzeugung des Normalblattes ein Abbild der phyletischen Entwicklung der betreffenden Laubblattform. Hiebei sind ausgenommen diejenigen Fälle, in denen die Primärblätter besonderen Funktionen angepafst, resp. durch äufsere Einflüsse in ihrer Entwicklung auf einem ganz unausgebildeten Stadium zurückgehalten sind."

Schäffer, Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen 1895 p. 37.

Einer der bedeutungsvollsten und folgenschwersten Vorwärtsschritte in der Geschichte der Gesamtwissenschaft vom Leben ist unstreitig jene Erkenntnis, welche sich an den Namen des „biogenetischen Grundgesetzes" knüpft. Dem phylogenetisch denkenden Naturforscher war mit einem Schlage ein Mittel in die Hand gegeben, wenigstens in einige der Hauptetappen der Stammesgeschichte eines bestimmten Organismus Einblick zu nehmen. Aber wie jeder neue Gesichtspunkt nicht für alle Gebiete des menschlichen Denkens gleich fruchtbar ist, oder von der Wissenschaft nicht in gleichem Maße ausgebeutet wird, so war es auch hier. Die Zoologen, denen wir dieses große Naturgesetz verdanken,[1]) haben lange beinahe ausschließlich von diesem Kapital gezehrt und tun es heute noch. Nicht annähernd so glänzend war die Ausbeute daraus im Lager der Botaniker. Der Grund für diese Erscheinung, die übrigens in der Geschichte der Wissenschaft nicht vereinzelt dasteht, liegt wohl zum großen Teile in

[1]) Vgl. Ruppin, Zur Geschichte des biogenetischen Grundgesetzes. Naturwissensch. Wochenschr. 1902 Nr. 12.

der Verschiedenheit der für das Keimesleben von Pflanze und Tier ausschlaggebenden Faktoren.[1])

Das Tier durchläuft seine ersten Entwicklungsstadien unter der schützenden Hülle einer oder mehrerer Eihäute oder im Leibe des Muttertieres. Da im einen wie im anderen Falle die Ernährung sozusagen passiv von außen gedeckt wird (Nahrungsdotter, Muttertier), hat es wenig oder keine Veranlassung, mit den äußeren Lebensbedingungen unmittelbar in Fühlung zu treten beziehungsweise auf dieselben im Sinne einer direkten Anpassung zu reagieren. Ganz anders die Pflanze. Eines der ersten und wichtigsten vegetativen Organe, welche der Keimling ausbildet, das Keimblatt, ist bei den Monocotylen ein Saugorgan, bei den Dicotylen ein Speicher- oder häufiger seiner Hauptfunktion nach ein Assimilationsorgan. Da nun die junge Pflanze nicht wie das junge Tier physiologisch unselbstständig, sondern schon frühzeitig sozusagen auf eigene Füße gestellt ist, stellt uns schon das Keimblatt ein Organ dar, das seiner Funktion nur dann vollauf gerecht werden kann, wenn sein gesamter Bau mit den jeweiligen äußeren auf dasselbe einwirkenden Faktoren in vollem Einklange steht. Bei der Funktion der Keimblätter als Assimilationsorgane ist die junge Pflanze von der Arbeitsleistung derselben wenigstens insolange vollständig abhängig, als sie noch über keine weiteren Assimilationsorgane verfügt, deren Bildung ja eben auf Grund der durch die Keimblätter gewonnenen Baustoffe erfolgt. Er erscheint daher begreiflich, daß das assimilierende Keimblatt als das wichtigste Ernährungsorgan des Keimlings bei seiner durch diese Funktion gegebenen Anpassungsnotwendigkeit phyletisch ältere Charaktere nur in sehr untergeordnetem Maße vererben wird. Tatsache ist auch, daß die Keimblätter von Keimpflanzen der verschiedensten verwandtschaftlich weit getrennten Familien nicht nur in ihren äußeren Formverhältnissen, sondern auch im anatomischen Bau die weitgehendste Übereinstimmung zeigen.

Vom Keimblatt dürfen wir uns demgemäß in phylogenetischer Beziehung nur wenig oder gar keine Aufklärung versprechen, und selbst in jenen Fällen, wo gewisse Charaktere desselben zugunsten einer histo-

[1]) Einen kurzen Auszug einiger Hauptergebnisse dieses Abschnittes enthält das Referat meines Vortrages „Spaltöffnungsapparat und biogenetisches Grundgesetz". Österr. bot. Zeitschr. 1904 p. 266—267. Vgl. überdies Strasburger, Über die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen, Jena 1874; v. Wettstein, Handbuch I 1901 p. 25ff.

rischen Auffassung zu sprechen scheinen, ist an diesem Organ immer noch strenge zu prüfen, inwieweit dieselben nicht durch die Forderungen der physiologischen Eigenarbeit des Individuums bedingt sein können.

Diejenigen Gewebesysteme, welche am assimilierenden Keimblatt von der Wirkung der äußeren Faktoren am empfindlichsten betroffen werden, sind die Systeme des Schutzes, das Assimilations- und Durchlüftungssystem resp. dessen Ausmündungspforten, die Stomata. Die eben vom Keimblatt im allgemeinen ausgesagten Beziehungen finden ebenso im speziellen auf diese Organe des Gasaustausches ihre Anwendung, auf deren Besprechung ich mich in Anbetracht der mir gestellten Aufgabe beschränke. Wie vorsichtig man gerade bei der Deutung der phylogenetischen Wertigkeit der Merkmale des Spaltöffnungsapparates von Keimblättern sein muß, dürfte aus den folgenden Beispielen hervorgehen.

Nach dem oben Gesagten zeigen die Keimblätter von Pflanzen der verschiedensten Familien in den Hauptzügen ihres anatomischen Baues eine auffallende Konvergenz. Besonders auffallend ist diese Übereinstimmung im Bau des Spaltöffnungsapparates. Ein Blick auf die Abbildungen Taf. I fig. 13 *(Hakea suaveolens)*, Taf. III fig. 1 *(Cytisus scoparius)*, fig. 4 *(Spartium junceum)*, fig. 7 *(Genista radiata)*, fig. 9 *(Acacia heterophylla)*, Taf. IV fig. 2 *(Opuntia lasiacantha)*, fig. 6 *(Dasylirion acrotrichum)* und fig. 14 *(Casuarina equisetifolia)* dürfte genügen, um diese weitgehende Übereinstimmung heterogener Objekte zu bestätigen (Vertreter der *Proteaceen*, *Leguminosen*, *Cactaceen*, *Liliaceen*, *Casuarinaceen*). In all den zitierten Fällen handelt es sich im großen und ganzen immer wieder um den gewöhnlichen Normaltypus, um Schließzellen mit Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof bei normalem Verlauf der Cutinisierung und der allbekannten Querschnittsform, welche in den Elementarlehrbüchern immer als Paradigma des Spaltöffnungsapparates figuriert. Wie grundverschieden sehen dagegen die Stomata der späteren Hauptassimilationsorgane derselben Pflanzen aus! Man vergleiche Taf. I fig. 13 mit 15, Taf. III fig. 1 mit 3, fig. 4 mit 6, fig. 7 mit 8, fig. 9 mit 13, Taf. IV fig. 2 mit 4, 6 mit 7 und fig. 14 mit Taf. I fig. 8. So klar die jeweilige verwandtschaftliche Stellung im Spaltöffnungsapparat der entwickelten Pflanze ihren Ausdruck findet, so schwierig, ja häufig unmöglich ist es, aus dem Apparate des Keimblattes einen sicheren Schluß auf die systematische Stellung derselben zu ziehen. Die relativ seltenen Ausnahmen bestätigen nur die Regel. Es frägt sich nun, warum die Anpassung an im wesent-

lichen dieselben äußeren Faktoren bei den Vertretern der verschiedensten Familien gerade nur im Keimblatt so vorherrschend zu ein und demselben Spaltöffnungstypus führt. Das Keimblatt steht eben als provisorisches Assimilationsorgan auch in bezug auf organische Differenzierungsfähigkeit auf einer verhältnismäßig niedrigen Stufe und greift dementsprechend zu jenem Typus, welcher sowohl an Materialaufwand als Formbildungsvermögen die geringsten Anforderungen stellt und sich doch dabei physiologisch bewährt und das ist der eben charakterisierte Normaltypus.

Dieser Typus ist für die Pflanze freilich nur unter relativ günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen brauchbar, aber gerade diese Bedingungen treffen bei der Keimpflanze zu. Stellen sie ja direkt die für die Keimung notwendigen Vorbedingungen dar. Die weitgehende anatomische Übereinstimmung im Bau der Spaltöffnungen der Keimblätter verschiedener Verwandtschaftskreise findet demnach ihre Erklärung in der Notwendigkeit, mit möglichst geringem Aufwande an Bildungsmaterial und Formbildungsvermögen einen Apparat zu schaffen, der den Ansprüchen der relativ günstigen auf die Keimpflanze einwirkenden äußeren Faktoren, aber auch nur diesen genügt.

Dieses Verhältnis legt uns die größte Vorsicht in jenen Fällen auf, wo im Bau der Stomata des Keimblattes gewissermaßen ein phylogenetischer Vorläufer jener der entwickelten Pflanze vorzuliegen scheint. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung die Gattung Casuarina. Das Keimblatt dieser sozusagen an der unteren Schwelle der dicotylen Angiospermen stehenden Gattung zeigt in allen wesentlichen Punkten den gewöhnlichen Normaltypus (vgl. Taf. IV fig. 14). Wie grundverschieden von diesem Typus ist der Apparat der entwickelten Pflanze gebaut, dessen Bau im I. Abschnitte p. 17—21 ausführlich geschildert wurde und bekanntlich dem *Gymnospermen*typus angehört. Ich werde im nächsten Abschnitte zu zeigen versuchen, daß auch der *Gymnospermen*typus aus einem Typus hervorgegangen ist, welcher im wesentlichen dem gegenwärtigen Normaltypus entspricht und wie er uns unter anderem auch im Keimblatt von *Casuarina* und so vieler anderer Pflanzen entgegentritt. Nun wissen wir gerade von der Familie der *Casuarinaceen* mit voller Sicherheit, daß sie ihre nächsten verwandtschaftlichen Berührungspunkte nach unten hin im Verwandtschaftskreise der Gymnospermen findet. Da nun die *Casuarinaceen* aller Wahrscheinlichkeit nach eine schon frühzeitig von den Vorfahren der *Gymnospermen* selbständig abzweigende Seitenlinie dar-

stellen,[1]) der *Gymnospermen*typus aber von einem Typus ausgegangen ist, welcher dem gegenwärtig im Keimblatte entwickelten zunächst steht, so läge die Vermutung nahe, in der Aufeinanderfolge des Auftretens dieser beiden Typen im Laufe der Ontogenie eine Rekapitulation zweier Hauptetappen der Phylogenie des Spaltöffnungsapparates zu erblicken. Und dennoch ist dieser Schluß angesichts der ganz analogen Parallelerscheinung bei so zahlreichen anderen, den verschiedensten Verwandtschaftskreisen angehörigen Pflanzen vollkommen verfehlt. Für das Keimblatt von *Casuarina* gilt eben dieselbe oben gegebene Erklärung genau so wie für die anderen zitierten Fälle. Die Gattung *Casuarina* würde in ihrem Keimblatt denselben Spaltöffnungstypus auch dann ausbilden, wenn der spezielle phylogenetische Vorläufer des *Gymnospermen*typus ganz anders ausgesehen hätte. Es liegt eben in der Einfachheit und physiologischen Leistungsfähigkeit dieses Normaltypus begründet, daß derselbe sozusagen einen der glücklichen Anfangsschritte in der Phylogenie des Spaltöffnungsapparates bedeutet, der sich so ausgezeichnet bewährt hat, daß er am unteren Ende des Systemes ebenso seinen Anfang nimmt, wie er in den höchsten Vertretern desselben weit und breit wiederkehrt. Wir haben hier also keineswegs eine bloße Wiederholung früherer Stadien vor uns, sondern diese Wiederholung ist in der Anpassungsnotwendigkeit der Gegenwart begründet.

Einen weiteren interessanten Fall stellt uns Dasylirion acrotrichum dar. Die in dem Samen eingeschlossene Keimblattspreite, welche die Form eines bleichen chlorophyllosen Blättchens besitzt, zeigt als Erbstück einer früheren assimilatorischen Tätigkeit noch vereinzelt Spaltöffnungen entwickelt. Der Bau derselben weicht jedoch etwas von dem Durchschnittsschema ab. Vor allem sind sie stark eingesenkt, wodurch eine urnenförmige äußere Atemhöhle zustande kommt (Taf. IV fig. 6). Die Außenwand der Schließzellen ist im Verhältnis zur Innenwand stark verkürzt, ebenso die schwach entwickelten vorderen Cutinleisten.

Weiters ist die Hinterhofleiste schwächer ausgeprägt, bildet also im Querschnitte einen sehr stumpfen Winkel. Die Beweglichkeit des Apparates wurde jedenfalls durch ein äußeres Hautgelenk vermittelt,

---

[1]) Vgl. Porsch, Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. Österr. botan. Zeitschr. 1904 Nr. 1—2. Schlußzusammenfassung.

das gegenwärtig noch nachweisbar ist. Der Apparat zeigt also sowohl in der deutlichen Einsenkung als in der damit häufig Hand in Hand gehenden Rückbildung der Hinterhofleiste ein durch Anpassung an ungünstigere Feuchtigkeitsverhältnisse bedingtes sekundäres Stadium. Er zeigt uns ein Stadium, welches, wie wir später sehen werden, auch in der Phylogenie des *Gymnospermen*typus eine wichtige Entwicklungsetappe bedeutete. Es unterliegt keinem Zweifel, daß auch der so hoch komplizierte Apparat des Laubblattes der entwickelten Pflanze durch dieses Entwicklungsstadium hindurchgegangen ist, bevor er die Organisationsstufe erreicht hat, die er gegenwärtig einnimmt (vgl. Taf. IV fig. 7). Und doch möchte ich nicht behaupten, daß der Spaltöffnungsapparat des Keimblattes bloß als Rekapitulation eines phylogenetischen Stadiums jenes der entwickelten Pflanze aufzufassen sei. Er stellt uns jenen Bautypus dar, zu dessen Bildung die Keimblattspreite von *Dasylirion* befähigt ist, wenn sie genötigt ist, in der kurzen Dauer ihrer Lebenszeit sich an äußere Bedingungen anzupassen, für die der gewöhnliche nicht eingesenkte reine Angiospermentypus einfach nicht mehr ausreicht. Gleichzeitig bedeutet ja allerdings der im Keimblatt von *Dasylirion* verwirklichte Typus den auf den ursprünglichen Normaltypus theoretisch zunächst folgenden, möglichst einfachen Schritt zur Umbildung desselben, wenn das erste Stadium der Anpassung an trockenere äußere Faktoren erreicht werden soll. Zur Erreichung dieses Stadiums sind aber die Keimblätter der meisten übrigen Gewächse potentiell ebenso befähigt, wofern sie nur in die entsprechende Anpassungsnotwendigkeit versetzt werden. So findet sich wenigstens deutliche Einsenkung des Apparates auch am Keimblatte von *Spartium junceum* (Taf. III fig. 4), *Acacia heterophylla* (Taf. III fig. 9). (Dagegen ist die bei *Spartium junceum* zu beobachtende häufige Rückbildung der Hinterhofleiste im Verein mit der starken Verkürzung der Innenmembran wohl schon als Organisationsmerkmal zu betrachten.) Dieses erste phylogenetische Stadium würde bei unseren Pflanzen das Keimblatt aber auch dann ausbilden, wenn die späteren Laubblätter umgekehrt unter günstigeren Feuchtigkeitsbedingungen vegetieren müßten, und für sie unter diesen Bedingungen der einfache ursprüngliche Normaltypus ausreichen würde, bei dem sie auch blieben. Dann wäre die „Rekapitulation" direkt auf den Kopf gestellt. Der im Spaltöffnungsapparat des Keimblattes verwirklichte Zustand bedeutet also auch hier eben nur ein erblich fixiertes Anpassungsprodukt, das sich mit einem gleichsinnig organisierten hypothetischen, phylogenetischen Entwicklungsstadium nur

deshalb deckt, weil dasselbe sozusagen die denkbar einfachste Lösung der aus den Forderungen der Anpassungsnotwendigkeit resultierenden Aufgabe darstellt.

Ich glaube mit diesen Fällen klar gezeigt zu haben, wie sehr gerade bei der Wertschätzung des Baues der Stomata der Keimblätter die volle Berücksichtigung der Anpassungsnotwendigkeit eine dringende methodische Forderung bedeutet.

Selbstverständlich betrifft die oben betonte Skepsis bloß jene Charaktere oder Gewebesysteme, deren Arbeitsleistung von den äußeren Faktoren direkt beeinflußt wird. Unter den Geweben sind dies, wie bereits erwähnt, vor allem die Systeme des Schutzes, das Assimilations- und Durchlüftungssystem, weniger das mechanische System. Dagegen wird beispielsweise das adaptiv zähere, weniger schmiegsame Leitungssystem sowohl in der Zahl und dem Verlaufe wie im feineren Bau der dasselbe zusammensetzenden Leitbündel auch im Keimblatte noch manche ältere phyletische Charaktere zähe festhalten, woferne dieselben mit den physiologischen Anforderungen dieses Systems nicht direkt im Widerspruche stehen. So bedeutet die Zweizahl der Leitbündel in den Keimblättern von *Ephedra* einen ursprünglichen Zustand, der phylogenetisch vollkommen klar, physiologisch dagegen keineswegs durch die Forderungen der eigenen Arbeitsleistung des Keimblattes bedingt erscheint.

Die geringe Verwertbarkeit des Keimblattes für phylogenetische Zwecke hat einen weiteren Grund in der raschen Entfaltung desselben, eine Tatsache, die meines Erachtens noch nicht entsprechend gewürdigt wird. Die junge Pflanze setzt alles daran, um dasjenige Organ, das ihr ihre ganze physiologische Selbständigkeit sichert, das die Basis für ihr weiteres Fortkommen ist, in möglichst kurzer Zeit zur Entwicklung zu bringen. Handelt es sich ja hiebei nur sozusagen um ein provisorisches Organ, das rasch zur Stelle, an der Arbeit sein muß, bis die zu dauernder Arbeitsleistung bestimmten Laubblätter selbst funktionsfähig sind. Diese rasche Entwicklung des Keimblattes begünstigt selbst für den Fall, als dasselbe die Anlage zur erblichen Fixierung bestimmter älterer Charaktere gewissermaßen in potentia mitbringt, die Unterdrückung eines großen Teiles dessen, was die Anpassungsnotwendigkeit vielleicht noch an Vererbungsmöglichkeit frei ließe. So wenig günstig nach dem Gesagten im allgemeinen das Keimblatt für die erbliche Fixierung älterer Charaktere ist, so klar können sich andererseits trotzdem mitunter gewisse rezente phyletische Charaktere in demselben ausprägen, die eben für den Verwandtschafts-

kreis charakteristisch sind, dem die Keimpflanze angehört. Ein klassisches Beispiel liefern uns hiefür die *Gymnospermen*, welche im Bau des Spaltöffnungsapparates schon im Keimblatte ihre Verwandtschaft klar zum Ausdruck bringen. Es gilt nach dieser Richtung auch für das Keimblatt im großen und ganzen dasselbe wie für jedes andere Organ der Pflanze, denn auch das Keimblatt kann sich in seiner adaptiven Variationsweite nur innerhalb jener Grenzen bewegen, welche ihm vom Bauplan des Verwandtschaftskreises gesteckt sind (vgl. p. 105—106). Ein Unterschied macht sich dagegen den ersten Laubblättern gegenüber insofern ziemlich stark geltend, als infolge der aus der ausschließlichen ernährungsphysiologischen Wichtigkeit und der raschen Entfaltung des Keimblattes resultierenden Anpassungsnotwendigkeit bei den verschiedenen Pflanzen eine weitgehende Uniformität Platz greifen muß, wodurch die geringen Ausdrucksmittel der verwandtschaftlichen Stellung leicht verwischt werden. Dabei handelt es sich, speziell, was den Spaltöffnungsapparat anbelangt, hauptsächlich um sehr feine Merkmale, die, wenn auch dem Auge des scharfen Beobachters leicht zugänglich, doch ein intensives Studium der Variationsweite des Apparates der betreffenden Art voraussetzen.

Ungleich günstiger liegen alle diese Verhältnisse bei den auf die Keimblätter folgenden primären Laubblättern. Während der Zeit der ersten für die Weiterentwicklung der jungen Pflanze aufbauenden Assimilationstätigkeit der Keimblätter nach außen hin geschützt angelegt, sind sie viel leichter befähigt, ältere Charaktere festzuhalten. Dies gilt natürlich in der Regel nur unter der Voraussetzung, daß diese mit den auf sie einwirkenden äußeren Faktoren nicht in direktem Widerspruche stehen. Ich sage hier ausdrücklich „in der Regel", weil es, wie die weiter unten erwähnten Fälle von *Casuarina* und *Hakea* zeigen, hievon auch sehr beweisende Ausnahmefälle gibt, die nur phylogenetisch verständlich sind. Die Betonung der Wichtigkeit der Anpassungsnotwendigkeit der Primärblätter, für welche neuerdings namentlich Goebel und v. Wettstein eingetreten sind,[1]) war eine notwendige Reaktion zugunsten einer kausalen

---

[1]) Vgl. Hildebrand, Über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen, Flora 1875 p. 305; Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, Bot. Zeit. 1880 p. 753 ff.; Über die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889; Pflanzenbiologische Schilderungen 1889—1893; Organographie I 1898 p. 121 ff.; Kaufholz, Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Inauguraldiss. Rostock 1888; Beißner, Über Jugendformen von Pflanzen, spez. von Coniferen, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. VI 1888 p. 83—86; v. Wettstein, Handbuch I 1901 p. 26—28; die beste Zusammenstellung der einschlägigen Gesamtliteratur gibt die auf der nächsten Seite Fußn. 2 zitierte Arbeit.

Methode gegen zu weitgehende phylogenetische Auslegung der Primärblattmerkmale. Aber ebenso verfehlt wäre es, diesen methodisch wichtigen Gesichtspunkt auf die Spitze zu treiben und den Anteil der Vergangenheit zugunsten des adaptiven Anteiles der Gegenwart zu unterschätzen, wie dies häufig Goebel tut. Waren die Daseinsbedingungen der Vorfahren einer bestimmten Art den für die Primärblätter der Keimpflanze ausschlaggebenden Faktoren ähnlich, was übrigens sehr oft der Fall ist, so kann die phylogenetische Betrachtung um so berechtigter einsetzen. Aber auch in diesem Falle kann nicht oft genug betont werden, daß es sich in den meisten Fällen nur um historische Anpassungsmerkmale handelt, die sich eben aus diesem Grunde erhalten konnten und erhalten haben. Sie sind also in den meisten Fällen keine aktuellen Anpassungmerkmale, keine Folgen gegenwärtiger Anpassung und stehen demgemäß auch keineswegs auf der den Faktoren der Gegenwart entsprechenden Anpassungshöhe, wie besonders deutlich der Fall *Hakea* zeigt.[1]

In allen jenen Fällen dagegen, wo sekundäre Anpassung maßgebend war, wird für den grobmorphologischen Befund der Anteil der Vergangenheit mehr oder weniger auszuschließen sein. Für die feinere histologische Untersuchung kann aber auch in diesen Fällen noch mancher archäischer Charakter nachweisbar sein. Die schwierige Aufgabe des Phylogenetikers besteht eben im vorliegenden Falle darin, gewissermaßen Anfang und Ende der Anpassung festzustellen. Es bleibt ein Verdienst Schäffers, neuerdings wieder auf Grund methodisch klarer Kritik der auf Rechnung der Anpassung zu setzenden Fehlerquellen für die phylogenetische Betrachtung eingetreten zu sein.[2] Wenn ich mich im folgenden der Hauptsache nach wieder auf diesen im einleitenden Motto dieses Autors charakterisierten, von mancher Seite vielleicht als veraltet betrachteten phylogenetischen Standpunkt stelle, so tue ich es ausschließlich nur unter voller Berücksichtigung der von Schäffer, Goebel, v. Wettstein und mir hervorgehobenen Einschränkungen.

Schäffers, daselbst auch die phytopaläontologischen Arbeiten Krassers, v. Ettingshausens und Krašans.

[1]) Eine weitere Bestätigung erfährt diese Ansicht auch dadurch, daß einander direkt diametral entgegengesetzt wirkende äußere Faktoren als Auslösungsreize für die Jugendblattform wirken. Vgl. Schäffer l. c. Abschn. V, Über Erhaltung von Jugendformen und über Rückschläge p. 16 ff.

[2]) Schäffer, Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Abhandl. d. naturwissensch. Ver. zu Hamburg XIII 1895.

Aus dem Gesagten geht, wie ich glaube, aber auch gleichzeitig indirekt hervor, daß die in der Blattreihe der Ontogenie der jungen Pflanze gegebene Rekapitulation im günstigsten Falle einen gedrängten Überblick über eine der phylogenetischen Hauptentwicklungsetappen des Blattes der Art innerhalb der Gattung geben kann. Jede über diese Sphäre hinausreichende Wiederholung, wie im Tierreiche, wo in der Ontogenie Stadien durchlaufen werden, die ganz anderen Tierstämmen angehören als jener des entwickelten Tieres, ist hier ausgeschlossen. Bei der mit der Außenwelt in ihrem ganzen Entwicklungsleben in so inniger Fühlung stehenden Pflanze erscheint begreiflicherweise die erbliche Fixierung älterer Stadien zeitlich weit hinausgeschoben, und nur die jüngsten phylogenetischen Entwicklungsetappen können im günstigsten Falle wiederholt werden. In diesem und nur in diesem Sinne kann auch im Pflanzenreich von einem biogenetischen Grundgesetze gesprochen werden. Aber in diesem Sinne wirkt tatsächlich ein durch Vererbung bedingtes Gesetz, das, wenn auch nicht in demselben Umfange, so doch in derselben Richtung in beiden Reichen geltend ist.

Diese allgemeinen theoretischen Ausführungen mögen genügen, um als Basis für die im folgenden mitzuteilenden Untersuchungs ergebnisse zu dienen, zu deren Besprechung ich hiemit übergehe.

Spezialfälle.

Cytisus scoparius (L.) Lk.

(Taf. III Fig. 1—3.)

Keimblatt. Die Stomata liegen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen oder sind kaum merklich eingesenkt. Ihre eigene Höhe beträgt ungefähr die Hälfte jener der direkt angrenzenden Nebenzellen. Sie zeigen im wesentlichen die charakteristischen Merkmale des Normaltypus. Die Cuticula überzieht in gleichmäßig dünner Schicht die Außen-, Bauch- und Innenwand der Schließzelle und hört an der Grenze zwischen dieser und der Nachbarzelle auf. Die Rückenwand ist der Außen- und Innenwand gegenüber sehr stark verdünnt, das Zellumen erscheint im medianen Querschnitt mehr oder weniger unregelmäßig dreieckig, wobei die gekrümmte Grundlinie des Dreieckes der dünnen Rückenwand entspricht. Die Vorhofleisten sind regelmäßig dünn und entweder gerade oder häufiger in ihrer der Schließzelle zugekehrten Hälfte herabgebogen, dagegen an der der Spalte zugekehrten Kante emporgebogen (Fig. 1). Dadurch wird ein ausgiebiger Verschluß des Apparates erzielt, der angesichts der ziemlich

breiten Zentralspalte geboten erscheint. Diese Einrichtung ist deshalb besonders bemerkenswert, weil sie uns recht deutlich zeigt, was das Keimblatt sozusagen an Differenzierung kann und was nicht. Über mehr als eine geringe und zwar bloß flächige Vergrößerung der Vorhofleisten unter voller Beibehaltung ihrer übrigen im Bauplan gelegenen Merkmale kommt dasselbe nicht hinaus. Denn die Krümmung derselben ist bloß eine durch den gegenseitigen Anschluß beider Schließzellen mit der Funktion des Apparates gegebene Formveränderung. Wir finden niemals auch nur den geringsten Anlauf einer mächtigeren Förderung der Vorhofleisten in die Dicke und Höhe unter Veränderung ihrer Form sowie der Form des Vorhofes, wodurch sich der Apparat der entwickelten Pflanze so weitgehend unterscheidet. Ich bemerke dies deshalb, weil ich bemüht war, die Keimpflanzen möglichst trocken zu kultivieren, um zu sehen, wie weit die äußeren Faktoren auf den Bau derselben bestimmend einwirken.

Laubblatt. Im Gegensatze zu jenen des Keimblattes sind die Stomata des ersten und der folgenden Laubblätter deutlich und ziemlich stark eingesenkt (Fig. 2). Die Vorhofleisten sind kurz und gerade. In den übrigen Merkmalen stimmen die Schließzellen mit jenen des Keimblattes überein. Dagegen sind die Epidermiszellen in der Regel niedriger und länger, die Innenwände der angrenzenden Nebenzellen flach im Gegensatze zu den stark nach innen vorgewölbten Innenmembranen im Keimblatte. Daß die Einsenkung des Apparates nicht etwa bloß ein rein individuelles Anpassungsprodukt war, geht daraus hervor, daß die Untersuchung von Keimpflanzen verschiedener Herkunft welche im Grazer, und im hiesigen botanischen Garten, kultiviert wurden, regelmäßig vom ersten Laubblatte an deutlich eingesenkte Stomata ergab. Überdies findet diese Erscheinung in dem Verhalten der nächsten Art eine weitgehende Analogie. Daß der absolute Grad der Einsenkung geringen Schwankungen unterworfen ist, braucht nicht erst hervorgehoben zu werden. Jeder der einmal eine größere Anzahl von Laubblättern desselben Sprosses einer beliebigen Pflanze untersucht hat, weiß, daß bisweilen selbst an ein und demselben Blatte diesbezüglich geringe Schwankungen nachweisbar sind. Diese Tatsache ist für den vorliegenden Fall auch vollkommen belanglos. Wir haben also vom ersten unmittelbar auf das Keimblatt folgenden Laubblatt an, welches bei seiner kurzen Lebensdauer fast zeitlebens unter genau denselben äußeren Faktoren vegetiert wie jenes, im Bau des Spaltöffnungsapparates einen vollkommenen konstant auftretenden Unterschied festzustellen, welcher außer der Ausbildung der Vorhofleisten in einer

merklichen Einsenkung desselben besteht. Dieser Unterschied ist der erste Schritt der Umprägung des Apparates im Sinne einer Anpassung an ein gesteigertes Transpirationsschutzbedürfnis. Er ist aber auch gleichzeitig der erste Schritt, den derselbe, durch dieselben Ursachen bedingt, zweifellos auch historisch durchgemacht hat. Wenn wir weiters bedenken, daß die Pflanze in früheren Zeiträumen wohl sicherlich unter günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen vegetierend ihre Assimilationstätigkeit hauptsächlich in die Laubblätter verlegte, so erscheint es auch begreiflich, daß für die damaligen Verhältnisse der eben geschilderte Bau des Apparates ebenso ausgereicht haben mag, wie er jetzt noch für die ersten unter günstigen äußeren Verhältnissen lebenden Laubblätter ausreicht und weiters auch für jene Blätter, welche bei besonders feuchter Kultur auch gegenwärtig in großer Zahl gebildet werden. Für die späteren Primärblätter, welche unter stärkerem Lichtzutritt und demgemäß auch in günstigeren Transspirationsverhältnissen zur Entfaltung gelangen, als die zu dieser Zeit bereits abgestorbenen Keimblätter ist dieser Bau auch zweckentsprechend. Daß aber auch schon das erste Laubblatt, welches genau denselben Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen wie die beiden Keimblätter ausgesetzt ist, sich regelmäßig durch die Einsenkung des Apparates unterscheidet, zeigt deutlich daß wir es hier mit einer in der Ontogenie wieder auftretenden erblich fixierten historischen Anpassung zu tun haben, die ehemals einen Normalzustand bedeutete. Daß dieser Bau für die später gelegentlich entwickelten Laubblätter keineswegs eine zweckmäßige Anpassung darstellt, geht schon daraus hervor, daß dieselben jeder ungünstigen Verschlimmerung der äußeren Faktoren in der kürzesten Zeit erliegen. In dieser Erscheinung eine Einrichtung erblicken, die gewissermaßen für die Zukunft vorbereitet, hieße Teleologie und nicht auf Kausalerklärung ausgehende Naturforschung betreiben.

Das Keimblatt ist eben sozusagen ein Kind der Gegenwart, daß mit dem geringen Pfunde des ihm von der Natur beschiedenen Differenzierungsvermögen wuchernd seinen augenblicklichen Bedürfnissen genügt; schon das erste Laubblatt dagegen ist für unsere Pflanze ein Relikt einer früheren Periode, welches durch Atavismus ins Leben tritt und eben dieser seiner Herkunft entsprechend all das mit in Kauf nehmen muß, was früher seinen Charakter ausgemacht hat. Es widerspräche nicht nur den Prinzipien einer kausalen Erklärung, sondern wäre auch sonst gänzlich verfehlt, den Bau des Apparates und der dadurch bedingten besseren Qualifikation desselben für un-

günstigere äußere Verhältnisse als eine Einrichtung aufzufassen, die gewissermaßen in die Zukunft blickt; dies schon deshalb, weil dieselbe beim ersten Laubblatt überflüssig wäre, da dieses während der kurzen Zeit seiner Lebensdauer unter derart günstigen Bedingungen vegetiert, daß auch der im Keimblatt vorliegende Bau seinen Anforderungen höchst wahrscheinlich genügen würde. Gerade der Umstand, daß die an der entwickelten Pflanze aus inneren Ursachen unter ganz anderen äußeren Verhältnissen später gelegentlich entwickelten Laubblätter im Bau der Stomata in allen wesentlichen Punkten mit den Primärblättern übereinstimmen, spricht für ihre phylogenetische Gleichwertigkeit mit jenen. Wir werden an den folgenden Beispielen sehen, daß die eben charakterisierte Erscheinung an allen weiteren daraufhin untersuchten Pflanzen ohne Rücksicht auf ihre systematische Stellung regelmäßig wiederkehrt, wie verschieden auch die jeweiligen Unterschiede sein mögen.

Stamm der entwickelten Pflanze. Dort, wo die Pflanze unter exquisit sonnigen und trockenen Verhältnissen zu vegetieren genötigt ist, werden bekanntlich die Blätter oft vollkommen aufgegeben, und der Stamm stellt jenes Organ dar, in welches dieselbe ihre Assimilationstätigkeit ausschließlich verlegt hat. Diese Arbeitsübertragung findet auch im gesamten anatomischen Bau desselben ihren vollen Ausdruck. Die nun mehr weitgehenden Forderungen an Transpirationsschutz müssen sich naturgemäß gerade im Bau des Spaltöffnungsapparates besonders deutlich wiederspiegeln. Tatsächlich ist derselbe von jenem des Keimblattes und der Laubblätter so weit verschieden, daß man die Spaltöffnung einer ganz anderen Pflanze vor sich zu haben glaubt. Die Stomata sind nicht nur deutlich eingesenkt, sondern die Wirkung der Einsenkung wird noch durch papillöse Vorwölbung der Außenwände der angrenzenden Nachbarzellen erhöht (Fig. 3). Die einzelnen Schließzellen sind unverhältnismäßig viel höher als jene der Laubblätter und kommen an Höhe beinahe dem Lumen der gewöhnlichen Epidermiszellen gleich. Ihre Außenwände erheben sich zu einem mächtig geförderten, im Querschnitte pyramidenförmigen Cutinwulst, welcher gegen die Mitte des Apparates spitz zulaufend an der Innenseite einen lang gezogenen Vorhof überdeckt, welcher trichterförmig in die Eisodialöffnung ausmündet. Diese stellt selbst wieder einen äußerst kurzen und engen Kanal dar, der oberhalb des als „windstiller Raum"[1]) fungierenden Vorhofes zu liegen kommt. Der den Vorhof begrenzende Cutinwulst übertrifft den reinen Celluloseteil der

[1]) Vgl. Tschirch in Linnaea 1880—82 p. 175.

Außenwand ungefähr um das Doppelte an Dicke. Die Bauchwände, an denen im Interesse der Mechanik des Apparates die Cutinisierung auffallend verdünnt erscheint, schließen im geschlossenen Zustande dicht aneinander und gehen in sehr dicke, auffallend stark cutinisierte kurze Innenwände über. Bei der geringen Breite der Schließzellen und der mächtigen Förderung der hinteren Cutinleisten kommt ein schmaler Hinterhof zustande, dessen Opisthialöffnung noch durch die stark vorspringenden Kanten derselben deutlich verengt wird. Dagegen sind die aus reiner Cellulose bestehenden Rückwände ungefähr ebenso dünn wie die Seitenwände der benachbarten Epidermiszellen. Durch die starke Cutinisierung der Außen- und Innenwände wird begreiflicherweise die Beweglichkeit des Apparates entsprechend herabgesetzt und dadurch die durchschnittliche Öffnungsweite desselben merklich eingeschränkt. Wir haben also nach dem eben Gesagten einen Apparat vor uns, der den weitgehendsten Forderungen nach Transpirationsschutz genügt, und der jenem des Laubblattes gegenüber einen ganz gewaltigen Schritt vorwärts in der Richtung der schon im Laubblatte zum Ausdrucke gelangten Anpassung bedeutet. Dieser Apparat zeigt uns gleichzeitig die Vollendung dessen, was die Pflanze bei ihrem Übergange aus den feuchten Lebensbedingungen früherer Perioden in die trockeneren heißeren Faktoren einer späteren Zeit gebraucht hat, und was ihr das diesen früheren Epochen angehörige Laubblatt nicht mehr hat leisten können; und das Laubblatt konnte dies nicht mehr, weil die in seinem Bau ausgesprochenen Charaktere, welche als echte Anpassungsmerkmale erworben wurden, durch erbliche Fixierung bereits zu Organisationsmerkmalen geworden waren, über welche das Blatt nicht mehr hinaus konnte, wenigstens nicht innerhalb der Zeit, wo die Umbildung bereits eine gebieterische Forderung der damaligen Gegenwart war. Es erscheint daher begreiflich, daß die Pflanze die Anpassung in ein anderes Organ, die Achse verlegt hat, die der Hauptsache nach ganz anderen Funktionen dienend gerade in puncto Spaltöffnungen noch keine Vorgeschichte hinter sich hatte, die auf die Richtungsqualität und -quantität dieses Apparates so hochgradig bestimmend hätte einwirken können.

Trotz alledem ist keineswegs anzunehmen, daß die beiden Stadien, wie sie uns im Bau der Stomata des Laubblattes und des Stammes der entwickelten Pflanze entgegentreten, wirklich auch zwei phylogenetisch unmittelbar aufeinanderfolgende Entwicklungsetappen desselben darstellen. Der Sprung vom Bautypus derselben im Laubblatte zu dem des Stammes ist so groß, daß wir unbedingt eine Reihe von intermediären Stufen annehmen müssen, welche die Pflanze durch-

gemacht haben muß. Wir werden später eine dieser wahrscheinlichen Zwischenstufen kennen lernen. Diese Zwischenstadien sind in der gegenwärtigen Ontogenie bereits vollkommen ausgelöscht, denn auch die erst gebildeten Internodien zeigen bereits das Endstadium des Apparates. Sie sind deshalb ausgelöscht, weil das Durchlüftungssystem des zeitlebens funktionierenden Stammes, des nunmehrigen Hauptassimilationsorganes ebenso der Gegenwart angehört wie das Keimblatt, und die Pflanze mit der Funktionstüchtigkeit desselben sozusagen steht und fällt. Da es aber bei einem zu dauernder Dienstleistung berufenen Organe keine Funktionstüchtigkeit ohne Anpassungsfähigkeit gibt, werden begreiflicherweise gerade hier die stetigen Forderungen der jeweiligen Gegenwart das Nachschleppen früherer nicht mehr zweckmäßiger Merkmale besonders wirksam einschränken.

Ich habe mich bei diesem Falle absichtlich etwas länger aufgehalten, weil er uns geradezu ein Paradigma darstellt, dem sich die folgenden in den wesentlichen Zügen enge anschließen und weil derselbe, wie ich glaube, auch ausgezeichnet geeignet ist, die Methode zu zeigen, wie der phylogenetische Gesichtspunkt in Sachen der physiologischen Anatomie zu handhaben ist. Freilich haben wir einen relativ sehr einfachen Fall vor uns, und ich bin mir der ungleich größeren Schwierigkeiten wohl bewußt, welche sich einer derartigen Behandlung jeder anderen physiologisch-anatomischen Gewebeeinheit entgegenstellen.

Spartium junceum L.

(Taf. III Fig. 4—6.)

Keimblatt (Fig. 4). Die Stomata sind im Gegensatz zu jenen der vorigen Art schon am Keimblatt deutlich eingesenkt. Die Vorhofleisten sind viel stärker cutinisiert, dicker und mit ihren Kanten gegen die Spalte zu leicht schräg nach aufwärts gerichtet. Die Schließzellen sind im Querschnitte bei ungefähr gleicher Höhe ungleich breiter, was einen fast querelliptischen Umriß bedingt. Außen- und Innenwände sind stark verdickt, Bauch- und Rückenwand ziemlich gleich dick. Das Lumen erscheint schräg querelliptisch. Sowohl Bauch- als Rückenwand sind sehr stark gewölbt.[1]) Die Innenwand zeigt der Außenwand gegenüber eine sehr starke Verkürzung, wodurch der Hinterhof merklich an Breite gewinnt. Die Innenwände der

[1]) Die starke Wölbung von Bauch- und Rückenwand ist keineswegs ausschließlich auf Rechnung der Turgorsteigerung zu setzen, wovon ich mich durch Plasmolysierung überzeugen konnte. Am deutlichsten zeigt dies der Apparat der Achse (vgl. dessen Beschreibung sowie Fig. 6).

Nebenzellen sind gegen die Atemhöhle zu deutlich vorgewölbt. Wir haben nach all dem einen Apparat vor uns, der nicht gerade geeignet ist, weitgehenden Ansprüchen nach Transpirationsschutz zu genügen, obwohl die Einsenkung desselben eine Anpassung in diesem Sinne darstellt. Dagegen ist die auffallende Verkürzung der Innenwände ein für die Spezies charakteristisches derzeit wohl von der Anpassung unabhängiges Organisationsmerkmal, das uns ebenso im ersten Laubblatt wieder begegnet und im Apparat des Stammes den höchsten Grad seiner Ausprägung erreicht (vgl. Fig. 5 und 6).

Laubblatt (Fig. 5). Der Apparat des ersten Laubblattes sowie der folgenden Blätter unterscheidet sich vor allem durch seine viel stärkere Einsenkung, welche in der Bildung einer urnenförmigen äußeren Atemhöhle ihren Ausdruck findet, während dieselbe am Keimblatt bloß eine seichte Mulde darstellt (vgl. Fig. 4 und 5).

Dieses Unterscheidungsmerkmal ist deshalb besonders bemerkenswert, weil es als konstant relativer gradueller Unterschied alle die geringen Schwankungen mitmacht, welche sowohl Keimblatt als Laubblatt im Grade der Einsenkung erfahren. Obwohl sich die Untersuchung auf Keimpflanzen verschiedener Provenienz, die unter verschiedenen äußeren Faktoren kultiviert wurden, erstreckte, ergab dieselbe regelmäßig diesen relativen Unterschied. Wie bei *Cytisus scoparius* haben wir es auch hier jedenfalls mit einem Anpassungsstadium des Laubblattes zu tun, das früher einmal einen Normalzustand bedeutete. Die im allgemeinen plattgedrückte Form des Querschnittes bei gleichzeitiger Verkürzung von Außen- und Innenwand kehrt auch hier wieder. Die Rückenwände sind relativ etwas dünner als beim Keimblatte. Die Vorhofleisten sind gleich von ihrer Basis an sehr stark steil nach aufwärts gerichtet, eine Tendenz, die bereits am Apparat des Keimblattes in schwächerer Ausprägung nachweisbar war (vgl. Fig. 4). Wie beim Keimblatt ist auch hier ein äußeres Hautgelenk entwickelt. Die Innenwände zeigen dieselbe Verkürzung wie beim Keimblatt. In Übereinstimmung mit dem für das Laubblatt von *Cytisus* nachgewiesenen Verhalten sind die Innenwände der Nebenzellen ziemlich flach und gegen die Atemhöhle zu nicht vorgewölbt.

Stamm der entwickelten Pflanze (Fig. 6). Wie bei der vorigen Art ist auch hier der Abstand zwischen dem Apparat des Stammes und des Laubblattes ein ganz bedeutender und bewegt sich im wesentlichen innerhalb derselben histologischen Veränderungen. Vor allem sind die Spaltöffnungen auch hier ungleich höher, und die an der Einsenkung derselben beteiligten Nebenzellen zeigen auffallend

stark verdickte und kutinisierte Außenwände. Die mächtig geförderten Cutinwülste, welche den Vorhof begrenzen, stimmen im großen und ganzen mit dem für *Cytisus* geschilderten Verhalten überein, auf das hier verwiesen sein mag. Nur erscheinen sie hier in der Breite stark verkürzt, eine Neigung, die bereits, wie erwähnt, schon im Laubblatt stark hervortritt (vgl. Fig. 5 und 6).[1]) Auch hier ist das äußere Hautgelenk deutlich entwickelt und zeigt seiner Funktion entsprechend eine auffallend starke Verdünnung der cutinisierten Schichten.

Die schon im Laubblatte zur Geltung kommende Neigung, den Gesamtumriß des Schließzellenquerschnittes unter Verkürzung der Außen- und Innenwände von oben her breit zu drücken, findet hier ihre Fortsetzung. Die Wölbung der Bauch- und Rückenwände ist hier so stark, daß dadurch im mittleren Teil des Querschnittes eine Breite zustande kommt, welche jene der Vor- und Hinterhofleisten oft um das Dreifache und darüber übertrifft. Weiters erreicht auch die im Laubblatte angedeutete Verkürzung der Innenwand ihren Höhepunkt. Die Folge davon ist, daß, begünstigt durch die starke Vorwölbung der Innenwände der Nachbarzellen unterhalb des engen Hinterhofes ein zweiter, größerer Raum zustande kommt, an den erst die innere Atemhöhle grenzt (Fig. 6). Gleichzeitig erscheint infolgedessen die untere Hälfte der Rückenwand an ihrer Übergangsstelle in die Innenwand der Nachbarzelle sehr stark eingezogen, wodurch die Wölbung der Rückenwand noch mehr hervortritt. Die Hinterhofleisten sind sehr kräftig entwickelt und nach innen zu bogig gewölbt. Alles in allem haben wir einen Apparat vor uns, der in demselben Sinne wie bei *Cytisus* von jenem des Laubblattes abweicht, aber in dem Grad seiner Umbildung noch ein Stück weiter gegangen ist. Auch hier fehlen die phylogenetischen Zwischenstadien zwischen dem Typus des Laubblattes und jenem der Achse. Aber eines der allerletzten und spätesten derselben ist uns unstreitig gegenwärtig im Bau des Apparates der Achse von *Cytisus* noch dauernd erhalten, der sich genau in derselben Entwicklungsrichtung bewegt, nur auf einer früheren Stufe stehen geblieben ist. Die eben für *Spartium* geschilderten Verhältnisse verdienen aber auch noch deshalb ein erhöhtes Interesse, weil sie einen Fall darstellen, wo bereits vom Keimblatt an die Tendenz zur Umbildung des Apparates nach ganz

---

[1]) Gleichzeitig mag dieser Fall zur weiteren Illustration dessen dienen, wie weit sich die natürliche Verwandtschaft im Bau dieses Apparates ausspricht (vgl. I. Abschn. p. 20).

bestimmten Richtungen hin in drei Hauptetappen durchgeführt in strenger Konsequenz zur Herrschaft gelangt. Es sind dies die Verkürzung von Außen- und Innenwand unter starker Wölbung von Bauch- und Rückenwand und Förderung sowie Aufwärtsrichtung der Vorhofleisten.

Genista radiata (L.) Scop.

(Taf. III Fig. 7—8.)

Die für die beiden eben geschilderten Rutensträucher festgestellten Verhältnisse wiederholen sich im wesentlichen auch bei dieser Pflanze. Nur ist hier der Unterschied zwischen dem Apparat der Achse jenem des Laubblattes gegenüber deshalb nicht so bedeutend, weil hier eine im Bau des Stammes gegebene Anpassung eine so weitgehende Umprägung überflüssig gemacht hat. Dieser Fall zeigt auch gleichzeitig, wie vollständig der anatomische Gesamtbau mit berücksichtigt werden muß, um nicht in der Gesetzmäßigkeit der ontogenetischen Erscheinungen dort einen Wiederspruch zu sehen, wo tatsächlich keiner vorhanden ist.

Das Keimblatt (Fig. 7) zeigt im wesentlichen die für *Spartium* geschilderten Verhältnisse. Nur liegen die Stomata mit den benachbarten Epidermiszellen in gleicher Höhe, zeigen also keine Einsenkung. Auch das Laubblatt stimmt in den wesentlichen Merkmalen mit jenem von *Spartium* überein.

Ein abweichendes Verhalten zeigt dagegen der Apparat der Achse. Zum Verständnis dessen sei vorausgeschickt, daß derselbe ähnlich wie bei *Casuarina* bloß auf tiefe, mit sehr dickwandigen Haaren ausgekleidete Längsrinnen des Stammes beschränkt ist, während er bei den früheren Arten, wenn auch eingesenkt, der freien Oberfläche desselben angehört. Diese Versenkung des Apparates in tiefe Längsfurchen bedingt mit der sehr wirksamen Haarauskleidung derselben schon an und für sich einen sehr ausgiebigen Transpirationsschutz, der es begreiflich erscheinen läßt, daß für den Apparat selbst geringe Schutzeinrichtungen genügen. Von diesem Gesichtspunkte aus ist auch die ganz seichte Einsenkung desselben verständlich, da derselben durch die Lokalisierung in die Längsfurchen bereits wirksam vorgearbeitet wurde (Fig. 8). Auch hier sind die Schließzellen unverhältnismäßig höher als im Keimblatt und Laubblatt, die Vorhofleisten mächtig gefördert. Diese Vergrößerung der Höhe der Schließzellen dürfte wohl durch die dadurch bedingte Verlängerung der Spalte beziehungsweise des Weges zu erklären sein, den der Wasser-

dampf in der Richtung nach außen zurückzulegen hat. Die geringere Vorwölbung der Bauchwände bedingt im Vereine mit der Form der Vorhofleisten eine merkliche Verringerung des Vorhofes, was dem Verhalten von *Cytisus* und *Spartium* gegenüber einen Fortschritt bedeutet. Sowohl Außen- als Innenwände sind sehr stark verdickt, wobei aber die Innenwand im Gegensatz zu den früher geschilderten Fällen ihrer größten Ausdehnung nach aus Cellulose besteht, da die Cuticula bloß als gleichmäßig dünnes Häutchen sowohl Bauch- als Innenwand überzieht (Fig. 8). Die Bauchwand ist im Gegensatz zur sehr dünnen Rückenwand ziemlich stark verdickt. Wir sehen also, daß der Spaltöffnungsapparat des Stammes bei *Genista radiata* zwar in derselben Richtung wie in den früher geschilderten Fällen jenem des Laubblattes gegenüber ausgeprägt erscheint, daß derselbe jedoch auf einer graduell tieferen Stufe stehen geblieben ist. Er konnte sich aber diesen Stillstand, obgleich mindestens denselben, wenn nicht noch strengeren äußeren Faktoren gegenüber aus dem Grunde leisten, weil er in seiner Anpassung durch gewisse Nebeneinrichtungen des Stammes wirksam unterstützt wurde. Von dem Bau des Apparates im Laubblatt von *Spartium* und *Genista* zu jenem der Achse von *Genista* ist ein ungleich geringerer Abstand als in den bisher beschriebenen Fällen. Es steht nichts im Wege, in dem durch den Bau dieses letzteren verwirklichten Zustande eines jener phylogenetischen Zwischenstadien zu erblicken, welche wir für die obigen Fälle notwendigerweise annehmen mußten, und welches im vorliegenden Falle, nur durch Ausbildung gewisser Nebeneinrichtungen begünstigt, sich bis heute erhalten konnte. Denn auch eine rein theoretische Konstruktion der allmählichen Umbildung des Apparates von dem im Laubblatt vorliegenden Typus bis zu jenem der Achse, führt uns ganz unabweislich über ein Stadium, welches jenem des *Genista*stammes entspricht. Ich bin fest überzeugt, daß eine gleichsinnige Untersuchung anderer Formen noch andere derartige Zwischenstadien nach unten oder nach oben hin aufdecken wird.

Acacia heterophylla Willd.

(Taf. III Fig. 9—13.)

Waren schon die bisher angeführten Fälle geeignet, die Verlegung der Assimilationstätigkeit vom Laubblatte auf den Stamm historisch zu begreifen, so dürfte dieselbe Untersuchungsmethode im vorliegenden Falle zum phylogenetischen Verständnis einer Erscheinung

verhelfen, die sonst ziemlich unvermittelt dasteht, ich meine die Phyllodienbildung von *Acacia*. Es ist schon seit lange bekannt, daß in der Jugendentwicklung zahlreicher *Acacia*arten das ursprünglich doppelt gefiederte Laubblatt wiederkehrt, daß auf die ersten gefiederten Laubblätter solche mit Phyllodien und schließlich reine Phyllodien folgen. Diese allbekannte Erscheinung, bekanntlich eines der schönsten und öftest zitierten Beispiele von biogenetischem Grundgesetz im Pflanzenreich, war ja auch der Schlüssel für die richtige morphologische Auffassung der Phyllodien. Daß diese morphologisch so merkwürdige Bildung nichts anderes als eine Schutzeinrichtung gegen zuweitgehende Transpiration darstellt, war bei der geringen Oberfläche und dem gesamten anatomischen Bau derselben auch ohne weiteres klar. Rätselhaft war hiebei bloß die Begründung, warum die Natur diesen Zweck auf solchem Umwege zu erreichen trachtete, warum sie nicht die einzelnen Blattfiederchen funktionstüchtiger anatomisch umbaute. Zeigt uns ja doch die zur selben Familie gehörige *Ceratonia siliqua* mit ihren xerophytisch gebauten Blattfiedern, daß dies innerhalb des Verwandtschaftskreises möglich ist. Auch hier ist es wieder gerade der phylogenetische Standpunkt, der uns diesen scheinbaren Umweg sofort verständlich macht, wenn wir das Schicksal eines bestimmten Gewebeelementes im Laufe der Ontogenie unserer Pflanze näher verfolgen. Die folgenden Tatsachen, welche die Untersuchung verschiedenen Kulturen willkürlich entnommener Keimpflanzen obiger Art ergab, fanden in den an *Acacia retinodes Schlecht.* gewonnenen Ergebnissen ihre volle Bestätigung.

Keimblatt (Fig. 9). Die Stomata zeigen, wie gewöhnlich, reinen Normaltypus. Sie sind schwach eingesenkt und von schmalen Nebenzellen umgeben. Außen- und Innenwände sind ziemlich verdickt im Gegensatz zu der sehr zarten Rückenwand. Vorhof und Hinterhof zeigen normale Entwicklung.

Laubblatt (Fig. 10—12). Um festzustellen, ob sich nicht im Bau des Apparates der einzelnen Fiederchen Unterschiede geltend machen, habe ich die Fiederchen des Laubblattes vom untersten Fiederchenpaar aufwärts der Reihe nach untersucht. Doch ergab die Untersuchung derselben im wesentlichen immer wieder denselben Bau. Immer handelt es sich hierbei um Stomata, welche jenen des Keimblattes gegenüber deutlich etwas stärker eingesenkt sind, sonst aber nicht die geringste Anpassung an Forderungen höherer Trockenheit zeigen. Dabei variiert hie und da die Form des Querschnittes der Schließzellen, indem neben normal gebauten auch solche von schmälerem aber höherem Umriß und kürzeren Außen- und Innen-

wänden vereinzelt auftreten (vgl. Fig. 10, dem untersten Fiederblättchen des ersten Laubblattes entnommen). Die Cutinisierung ist sowohl in den Schließzellen als in den Außenwänden der benachbarten Epidermiszellen sehr schwach entwickelt, die Cuticula bloß in einer gleichmäßig sehr dünnen Schicht ausgeprägt. Auch die Untersuchung des Blattstieles, also desjenigen Organes. das später die Phyllodien bildet, ergab im wesentlichen denselben Apparat (Fig. 11). Nur waren hier die Außenwände der Nebenzellen meist etwas dicker. Es ist auf den ersten Blick klar, daß ein Apparat wie der vorliegende nur unter günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen brauchbar ist, und dies bei unserer Pflanze um so mehr, als die sehr große Transpirationsfläche des gefiederten Blattes die Wasserabgabe noch hervorragend begünstigt, und auch der sonstige anatomische Bau der Blattspreite keine xerophytischen Anpassungen zeigt. Ganz denselben Bau zeigt der Apparat der Blattspreite der an der entwickelten Pflanze gelegentlich als atavistisches Organ auftretenden Fiederblätter (Fig. 12). Dies ist auch ganz selbstverständlich, denn wenn ein einer früheren Anpassungsperiode angehöriges Organ durch Atavismus wieder auftritt, muß es sich nicht nur in seinem äußeren grobmorphologischen Bau, sondern auch in den Einzelheiten seines anatomischen Aufbaues wiederholen. Ja noch mehr, es bringt alle seine Fähigkeiten und Unfähigkeiten in demselben Ausmaße wieder mit, die es damals besaß. Kurz der Atavismus ist immer zugleich nicht nur eine morphologische, sondern auch eine physiologische Rekapitulation eines ursprünglichen Zustandes. Gerade der letztere Umstand verdient meines Erachtens besonders deshalb mehr Berücksichtigung, weil aus ihm eine gewisse Anpassungsunfähigkeit des betreffenden Organes resultiert, worin in den meisten Fällen wieder die Lebensunfähigkeit desselben ihre Begründung findet. Ich werde später nach Besprechung des Baues der Phyllodien nochmals hierauf zurückkommen.

Phyllodium (Fig. 13). Seinem gesamten Bauplan nach gänzlich verschieden und in ungleich höherem Grade als in allen bisher geschilderten Fällen abweichend ist der Bau der Stomata der Phyllodien. Wir haben einen Bau vor uns, der in der speziellen Art seiner Ausführung ziemlich vereinzelt dasteht, dagegen an den Phyllodien sämtlicher von mir untersuchten *Acacia*arten in seinen Hauptzügen regelmäßig wiederkehrt. Vor allem sind die Schließzellen auf Kosten ihrer Breite auffallend stark in die Höhe gezogen. Die Cutinisierung erreicht hier einen so hohen Grad der Entwicklung, daß es kaum glaublich erscheint, daß dieselben im ausgewachsenen Zustande an-

gesichts des Cutinpanzers, der nicht nur ihre Außen- und Innenwände, sondern auch einen Teil ihrer Rückenwand durchwächst, überhaupt noch beweglich sind. Die durch Auswölbung der Außenwände der Nebenzellen eingesenkten Schließzellen zeigen ähnlich wie in den früher beschriebenen Fällen kolossal geförderte, nach oben zu spitz zulaufende vordere Cutinleisten, welche aber hier eine ziemlich weite Eisodialöffnung frei lassen (Fig. 13). Nach Einwirkung von Chlorzinkjod erscheint die eigentliche Cuticula als ein ziemlich dickes Häutchen, welches sich von der Außenwand der Nebenzelle bloß bis zur Eisodialöffnung in gleicher chemischer Diffenrenzierung fortsetzt. Die Cutinisierung erstreckt sich beinahe über die ganze Außenwand und läßt in dieser bloß eine schmale mittlere Partie frei, welche im medianen Querschnitt die Form einer gegen die Spalte zu gekrümmten und spitz zulaufenden Ellipse zeigt. Sie setzt sich überdies von hier in die ziemlich dicke Rückenwand fort, deren obere und äußere Hälfte sie einnimmt. Unterhalb des dreieckigen Zellumens tritt sie wieder in Form einer im Querschnitte halbelliptisch geformten Lamelle auf und überzieht die Innenwand in dicker Schichte bis zur Übergangsstelle in die Innenwand der Nebenzelle. Die Zentralspalte wird durch engen Anschluß der stark cutinisierten Bauchwände wirksam verschlossen; die Bauchwand fällt gegen die Innenwand zu steil ab, und letztere zeigt eine sehr stark geneigte gegen die Atemhöhle zu abschüssige Lage. Der eben geschilderte Bau entspricht dem Verhalten des Spaltöffnungsapparates im vollkommen erwachsenen Zustande des Phyllodiums. Im jugendlichen Alter desselben ist die Cutinisierung noch nicht soweit vorgeschritten, wenn auch weiter als in dem von Schwendener für *Acacia leprosa* beschriebenen Apparat.[1]) Jedenfalls haben wir es mit einem Apparat zu tun, der auch ziemlich weitgehenden Xerophytenansprüchen genügt.

Der eben beschriebene Apparat bedeutet nicht nur jenem des Laubblattes, sondern auch den früher beschriebenen Apparaten des Stammes von *Cytisus*, *Spartium* und *Genista* gegenüber einen ganz gewaltigen Fortschritt in der Richtung xerophytischer Anpassung. In diesem Falle ist der Sprung von der Laubblattspreite zum Phyllodium noch größer als in den früheren Fällen vom Blatte zur Achse. Auch hier fehlt uns jedes vermittelnde Zwischenstadium im Laufe der Ontogenie. Dagegen können wir ohne weiteres die im Bau der Stomata der Achse der früheren Arten verwirklichten

[1]) Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Berliner Akademie 1881.

Bautypen als phylogenetische Vorläufer des im Phyllodium von Acacia fertig vorliegenden Endstadiums betrachten. Wir können dies um so mehr als auch bei *Acacia* der gesamte Querschnittsumriß der Schließzellen sowohl in der Gestalt und der Richtung der mächtig geförderten Vorhofleisten als in der starken Verkürzung der Innenwand eine Wiederholung und Steigerung des Bautypus der früheren Arten darstellt. Bei der hohen phyletischen Bedeutung des Spaltöffnungsapparates ist dies auch nicht zu verwundern, da sämtliche bisher behandelte Gattungen derselben Familie angehören. In allen diesen Entwicklungstendenzen, besonders im Grade und dem Verlaufe der Cutinisierung geht jedoch *Acacia* über sämtliche Vorläufer noch weit hinaus. Damit will jedoch auf keinen Fall gesagt sein, daß die für den Spaltöffnungsapparat des Phyllodiums behauptete Phylogenie auch gleichzeitig eine Geschichte der sonstigen Abstammung der Gattung sein soll; denn die in einem noch dazu physiologisch so wichtigen Gewebesystem sich abspielenden phylogenetischen Entwicklungsvorgänge werden kaum jemals mit der geschichtlichen Entwicklung der Blüte auch nur einigermaßen parallel verlaufen.

Es frägt sich jetzt, warum die Gattung *Acacia* die gefiederte Laubblattspreite im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung vollständig aufgegeben hat und zur Phyllodienbildung schritt, anstatt die erstere entsprechend anatomisch umzuprägen.[1])

Ich muß zur Beantwortung dieser Frage etwas weiter ausholen. Für die Familie der Leguminosen, der unsere Gattung angehört, ist bekanntlich das gefiederte Blatt und zwar entweder als einfach oder mehrfach vielpaarig oder bloß einpaarig dreizähliges Blatt derart zum Organisationsmerkmal geworden, daß es dieser reichgegliederten Familie geradezu den vegetativen Stempel aufgedrückt hat. Es ist nicht meine Aufgabe hier endgültig zu entscheiden, welche Vorgeschichte dieses Vorherrschen des gefiederten Blattes innerhalb der

---

[1]) Ich kann nicht umhin, hier auf die unsere Frage betreffenden geistreichen Ausführungen Reinkes hinzuweisen. („Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen." Pringsh. Jahrb. XXX 1897 p. 563 ff.) Eine Kritik seiner gegenteiligen Ansichten würde zu viel Raum beanspruchen, wenn sie sachlich widerlegend sein soll. Der phylogenetisch geschulte Leser mag sich selbst unter Vergleich derselben mit der hier vorgetragenen Anschauung über die Überzeugungskraft beider sein Urteil bilden. Wenn ich mich hier auf den im einleitenden Motto ausgesprochenen Standpunkt Schäffers stelle, so gilt dies, wie hier nochmals ausdrücklich betont sein mag, nur unter voller Berücksichtigung der von Schäffer und mir bezüglich des Keimblattes angegebenen Einschränkungen, vgl. oben p. 98—100.

Familie hat. Höchst wahrscheinlich haben wir es mit einem durch erbliche Fixierung zum Organisationsmerkmale gewordenen ursprünglichen Anpassungsmerkmal zu tun. Für unsere Gattung steht es außer allem Zweifel, daß das doppelt gefiederte Blatt sicherlich die ursprünglich ganz allgemein vorherrschende Blattform gewesen ist. Es ist dies eine Annahme, die gegenwärtig wohl allgemein akzeptiert wird.

Bei seiner ganz gewaltigen Oberflächenvergrößerung und der dadurch bedingten Transpirationsbegünstigung stellt dieses Blatt jedenfalls ein Organ vor, das im Vereine mit seinem sonstigen anatomischen Bau im allgemeinen nur unter relativ günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen überhaupt lebensfähig ist. Ja es ist nicht nur ein Organ, für das diese Bedingungen das Optimum seiner physiologischen Arbeitsvoraussetzung sind, sondern das denselben als Anpassungsreaktion der Pflanze wohl direkt seine Entstehung verdankt. Wir müssen nach all dem annehmen, daß die Gattung *Acacia* in früheren lange andauernden Zeiträumen über vorherrschend feuchte Gebiete verbreitet war und in allmählicher Anpassung an diese das Fiederblatt langsam auf jene Organisation umgebildet hat, die uns gegenwärtig im allgemeinen noch im Jugendblatt vorliegt. Die anatomische Umbildung dieses Organes hat sich also lange Zeit hindurch bloß in der Richtung zum Bautypus des Schattenblattes hin bewegt. Die Umbildung desselben in diesem Sinne war um so leichter, das Blatt hiezu gewissermaßen schon prädisponiert, weil die Pflanze bereits bei dem Fiederblatte als Organisationsmerkmal anknüpfen konnte und dieses an und für sich für ein Schattenblatt eine günstigere Voraussetzung als für ein Sonnenblatt abgibt. Ist das Fiederblatt, was mir als äußerst wahrscheinlich gilt, auch innerhalb der Familie nichts anderes als ein durch erbliche Fixierung fixiertes ursprüngliches Anpassungsmerkmal, so tritt auch eine phylogenetische Prädisposition hinzu, die in ihrer Wirkung keineswegs gering anzuschlagen ist und einer umgekehrten Anpassung ein ganz gewaltiges Hindernis entgegensetzen würde. Eine durch lange Zeiträume hindurch wirkende Anpassungsnotwendigkeit eines Organismus nach einer ganz bestimmten Richtung hin muß unbedingt die Anpassungsfähigkeit desselben nach dieser Richtung hin begünstigen, nach der entgegengesetzten jedoch abschwächen. Die hohe Wichtigkeit dieser Tatsache für die große Frage der Artentstehung kann meines Erachtens nicht genug betont werden. Als geradezu klassischen Beleg hierfür möchte ich bloß auf die Familie der *Podostemonaceen* hinweisen, die in der Anpassung ihrer vegetativen Organe an das Leben im fließenden Wasser den höchsten

Grad der adaptiven Umbildung angiospermer Pflanzen erreicht, eine Höhe der Umbildung, die man innerhalb dieses Verwandtschaftskreises kaum für möglich hielte. Und trotz alledem ist es derselben Familie ganz unmöglich, auch die Blüte rücksichtlich der Art ihrer Bestäubung in den Bereich der Anpassung unter Wasser zu ziehen. Sie muß im Gegenteile alle möglichen Anstrengungen machen, um sich durch Ausbildung eigener, sekundärer Einrichtungen die durch lange phylogenetische Zeiträume hindurch von ihren Vorfahren gepflogene und nicht mehr abschüttelbare Insektenbestäubung zu sichern.[1]) Genau in demselben Sinne dürfte auch bei *Acacia* die solange ausschließlich geübte Anpassung an feuchte Verhältnisse, die ihren klarsten morphologischen und anatomischen Ausdruck im Bau des doppelt gefiederten Jugendblattes findet, für die spätere Anpassungsfähigkeit derselben entscheidend gewesen sein.

Setzen wir nun den Fall, unsere Gattung würde durch bestimmte mächtig einwirkende Faktoren genötigt, aus dem ursprünglich von ihr ausschließlich bewohnten feuchten Gebiete herauszutreten und sich über ein trockeneres Areal zu verbreiten, das in seinen klimatischen Bedingungen dem früheren Verbreitungszentrum gegenüber einen merkbaren Gegensatz bedeutet. Das bei der Anpassungsnotwendigkeit an die nunmehr ausschlaggebenden Daseinsbedingungen am meisten in Mitleidenschaft gezogene Organ ist hierbei unstreitig das Blatt. Bedeutet es doch für die Pflanze dasjenige Organ, dem die Doppelfunktion der Ernährung und Atmung zufällt, mit dessen Lebensfähigkeit die Pflanze sozusagen steht und fällt. Und dieses Organ, das lange phylogenetische Zeiträume hindurch ausschließlich unter dem Zeichen seiner Anpassung an die Feuchtigkeit stand, das solange sich bloß nach dieser Richtung anzupassen gelernt hat, soll sich auf einmal gerade nach der entgegengesetzten Richtung hin anpassen. Es soll dies noch dazu in jenem Teile, in dem die bisherige Anpassung ihr Hauptbetätigungsgebiet gefunden hat, in der Blattspreite. Wir werden es angesichts dessen ganz begreiflich finden, daß gerade die Blattspreite hiezu am wenigsten berufen war. Auch vom rein ökonomischen Standpunkte aus wäre es höchst unpraktisch, in sämtlichen der zahlreichen Fiederchen sowohl die hauptsächlich als Schutzgewebe fungierende Epidermis, das Assimilationsgewebe und Durchlüftungssystem xerophytisch umzubilden. Denn hiezu wäre ein ganz unverhältnismäßiger Mehraufwand an Bildungsmaterial und überdies auch an Differenzierungsvermögen notwendig als zu einer flächigen

[1]) Vgl. v. Wettstein, Vegetationsbilder aus Südbrasilien, 1904 p. 45—47. Ein weiteres hierhergehöriges Beispiel stellt *Oxalis acetosella* dar. Vgl. 117—118.

Verbreiterung des Blattstieles beziehungsweise einer Umbildung desselben in der Richtung des gegenwärtig vorliegenden Phyllodiums. Der Blattstiel ist gerade umgekehrt bei seinem durch die an ihn gestellten mechanischen Ansprüche bedingten Bau zur Umbildung in ein xerophytisch gebautes Assimilationsorgan viel eher berufen, zumal er ja neben seinen sonstigen Funktionen selbst, wenn auch nur in untergeordnetem Maße, auch mit Assimilationsorgan ist. Die erste Folge der an unsere Gattung herantretenden xerophytischen Anpassungsnotwendigkeit wird also der Verlust der auf Grund ihrer Vergangenheit nicht oder wenigstens nicht rasch genug umbildungsfähigen Blattfiedern unter Beibehaltung des widerstandsfähigeren Blattstieles gewesen sein. Letzterer mußte nun ausschließlich die Ansprüche der Assimilation decken, er wurde Hauptassimilationsorgan. Auch ist, wie nebenbei bemerkt sein mag, der Sprung vom radiär gebauten Blattstiel zum isolateral gebauten Phyllodium viel geringer als zum bilateralen Laubblatt. Daß der eben angedeutete Vorgang innerhalb der Familie kein Novum bedeutet, geht aus dem gleichsinnigen Verhalten vieler *Vicieen* z. B. *Lathyrus* hervor, welche eine starke Neigung zur Ausbildung geflügelter Blattstiele zeigen. Ursprünglich mag vielleicht die Hauptrhachis flächig verbreitert worden sein, später dürfte dieses zuerst eventuell in größerer Ausdehnung verbreiterte Organ nach dem Prinzipe der Oberflächenverringerung zu dem Phyllodium geführt haben, wie es gegenwärtig vorliegt.

Fragen wir aber weiter, welches Gewebe beim Umbau eines Schattenblattes in ein xerophytisch gebautes Blatt ganz besonders beteiligt ist, so kommen wir wieder auf das Durchlüftungssystem. Denn die Hauptgefahr des Vertrocknens hintanzuhalten ist bei der erwähnten Anpassung die wichtigste Aufgabe dieses Systems. Und diese Funktion fällt wieder als dem Regulatar des Gasaustausches in erster Linie dem Spaltöffnungsapparate zu. In zweiter Linie kommt hiebei die Epidermis in Betracht. Da aber, wie wir aus dem vorigen Abschnitte wissen, gerade dieser Apparat eine einmal erreichte Organisationshöhe mit großer Zähigkeit erblich fixiert, so bereitet im vorliegenden Falle gerade er einer weitgehenderen Umbildungsnotwendigkeit seines Baues dadurch besondere Hindernisse. Im Gegensatze zur Blattspreite, wo derselbe sozusagen immer auf eine bedeutende Transpirationsgröße gestimmt sein mußte, spielte er in dem anatomisch ganz anders gebauten Blattstiele eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle. Er konnte dies um so leichter, als die Assimilationstätigkeit des Blattstieles, wie das Jugendblatt zeigt, jener der Spreite gegenüber verschwindend gering ist. Im Spaltöffnungsapparat des Blatt-

stieles, der also keine nach einer bestimmten Richtung hin stark zugespitzte und historisch gefestigte Entwicklungstendenz hatte, mußte die Anpassungsnotwendigkeit einen viel günstigeren Ausgangspunkt für eine Neubildung finden als in jenem der Laubblattspreite. Daß die gefiederte Blattspreite im Laufe der Zeit allmählich rückgebildet wurde, ist begreiflich. Denn auch in jenen Fällen, wo sie nur als Rückschlagsorgan auftrat, mußte sie dieser ihrer Entstehung gemäß nicht nur ihrem gesamten inneren Bau nach, sondern auch physiologisch im Besitze ihrer ursprünglichen Fähigkeiten und Unfähigkeiten wieder auftreten. Bei der oben charakterisierten, in seiner Geschichte begründeten Unfähigkeit zu weitgehender rascher xerophytischer Umbildung ist dieses Organ selbstverständlich auch gegenwärtig nur unter günstigen äußeren Verhältnissen lebensfähig, unter den normalerweise auf die Pflanze wirkenden dagegen nicht, geht auch daher unter diesen bald zugrunde.

So hat uns die phylogenetische Betrachtung des Spaltöffnungsapparates, zur Erklärung einer bekannten Erscheinung beigetragen, die zwar in ihrer gegenwärtigen Ausbildung vom biologischen Standpunkte aus vollkommen klar, gerade in ihrer historischen Entstehung mache Schwierigkeit bot.

Oxalis bupleurifolia A. St. Hil. und O. rusciformis Mik.

(Taf. IV Fig. 8—9.)

Ein schönes Analogon zu den eben für *Acacia* geschilderten Verhältnissen bietet uns die Gattung *Oxalis* in den beiden in der Überschrift genannten Spezies. Dieser Befund ist auch deshalb interessant, weil es sich hier um eine von jener verwandtschaftlich ziemlich weit abliegenden Gattung handelt. Die beiden Arten haben im Gegensatz zu dem in der Regel 3—5 zähligen Laubblatt dieser Gattung länglich-lanzettliche Assimilationsorgane vom allgemeinen Umriß der Weidenblätter. Im ersten Augenblick wäre man auch geneigt, in ihnen echte Laubblattspreiten zu erblicken, wenn uns nicht die gelegentlich als Rückschlag auftretende aus drei zarten, eiförmigen Blättchen bestehende eigentliche Blattspreite darüber Aufklärung gäbe, daß man es auch hier mit Erweiterungen des Blattstieles, also Phyllodien zu tun habe. Innerhalb der sonst 3—5 teilig beblätterte Arten umfassenden Gattung stellt uns die Phyllodienbildung jedenfalls eine Neuerwerbung späteren Datums dar. Die Arten dieser Gattung sind bekanntlich Bewohner schattiger und feuchter Standorte, viele derselben wie unsere

einheimische *O. acetosella* sogar in so hohem Grade, daß schon die durch Ausholzung bedingte stärkere Belichtung auf dieselbe derart schädlich einwirkt, daß sie in kurzer Zeit vergilben und zugrunde gehen. Dementsprechend zeigt der anatomische Bau der Blattspreite in der Regel die ausgesprochensten Schattenblattcharaktere. Für die eben erwähnte *O. acetosella* hat Stahl nachgewiesen, daß dieselbe zu jenen Pflanzen gehört, die bei weitgehender anatomischer Anpassung des Blattes an sehr feuchte und dunkle Standorte absolut unfähig sind, an sonnigen Standorten ein Sonnenblatt auszubilden. „Die Blätter sind wenig plastisch, sie behalten auch unter den veränderten Bedingungen die dem schattigen Standorte angepaßte Struktur bei.“ Diese geringe adaptive Plastizität, welche jedenfalls auch bereits phylogenetisch in hohem Grade fixiert ist, war wie bei *Acacia* wohl auch hier die Ursache, daß einige Arten, welche Veranlassung hatten sich weniger günstigeren äußeren Faktoren anzupassen, zu demselben Mittel gegriffen haben. Die Untersuchung der Stomata der Laubblattspreite und der Phyllodien ergab auch ganz ähnliche Verhältnisse. Die hierbei auftretenden Unterschiede sind zum Teil der Ausdruck der verschiedenen verwandtschaftlichen Stellung, zum Teil der Qualität der einwirkenden äußeren Faktoren.

Bezüglich der Spaltöffnungen des Keimblattes kann ich nichts aussagen, da mir keine Keimpflanzen zur Verfügung standen. Doch dürften dieselben wohl sicherlich den bisher nachgewiesenen normalen Typus zeigen unter eventueller Ausprägung eines die Familie charakterisierenden phyletischen Merkmales.

Laubblattspreite (Fig. 8). Die Stomata der gelegentlich als Rückschlagsorgan auftretenden dreiteiligen Laubblattspreite sind wie bei *Acacia* deutlich eingesenkt (Fig. 8). Die Schließzellen sind im Querschnitte fast ebenso hoch als breit, was einen beinahe kreisförmigen Umriß ergibt. Die Außenwände sind auffallend verkürzt, auch die Innenwände in der Regel ziemlich kurz (vgl. Fig. 8 Schließzelle links). Die im allgemeinen dicken Bauchwände sind gegen die Spalte zu sehr stark vorgewölbt, dagegen die Rückenwände ziemlich dünn. Bei der Dicke der Außen- und Innenwände erscheint das Lumen stark reduziert. Die Vorhofleisten sind sehr kurz, stumpf und nach aufwärts gerichtet. Die Cutinisierung ist wenig ausgeprägt; die wenig entwickelten Vorhofleisten bilden die einzige Verstärkung der Cuticula, welche sonst in gleichmäßig dünner Schichte Bauch- und Innenwände bekleidet. Hinterhofleisten sind nur äußerst schwach, kaum angedeutet. Der eben beschriebene Bau bedingt die Bildung eines sehr geräumigen trichterförmigen Vor- und Hinterhofes, selbst

im geschlossenen Zustande des Apparates. Kurz wir haben einen Apparat vor uns, der die Ausdünstung des Blattes in noch höherem Maße begünstigt als jener der Fiederblättchen von *Acacia*. Mit demselben steht auch der sonstige anatomische Bau der Spreite in vollem Einklange. Die Außenwände der Epidermiszellen sind sehr zart und nur von einer sehr dünnen Cuticula bekleidet (Fig. 8).

Phyllodium (Fig. 9). In grellem Gegensatze hiezu steht der Bau des Apparates des Phyllodiums. Wie in allen bisher beschriebenen Fällen übertrifft auch hier die Höhe der Schließzellen ganz bedeutend die Breite derselben. Der Apparat erscheint bloß durch schwache Vorwölbung der angrenzenden Nachbarzellen schwach eingesenkt. Sowohl Außen- als Innenwände sind auffallend dick. . Die Cuticula überzieht in dicker Schicht die starken Außenwände der Epidermiszellen und bildet in den Außenwänden der Schließzellen sehr kräftig entwickelte, scharfkantige, schräg nach aufwärts gerichtete Vorhofleisten. Hierauf wird sie gegen die Mitte der Bauchwand zu dünner, um die untere Hälfte derselben und die Innenwand als dünnes Häutchen zu überziehen, von wo sie sich in die Innenwand der Nachbarzelle fortsetzt, in der sie sich erst unterhalb der Seitenwand derselben auskeilt. Die Bauchwände sind in ihrer oberen Hälfte gewölbt und schließen im geschlossenen Zustande des Apparates enge aneinander. Die beiden Vorhofleisten begrenzen einen schmalen Vorhof, welcher durch eine enge Eisodialöffnung nach außen mündet. Die untere Hälfte der Bauchwand bildet oberhalb der Hinterhofleiste eine kurze Stufe, wodurch der Hinterhof in zwei Abteilungen zerfällt. Infolge der auffallenden Dicke der Außen- und Innenwände erscheint das Schließzellumen sehr stark reduziert. Ein deutliches äußeres Hautgelenk ist nicht nachweisbar, dagegen ein inneres wohl ausgeprägt. Trotz alledem lassen die beschriebenen Charaktere des Apparates auf keine weitgehende Beweglichkeit desselben schließen.

Im großen und ganzen zeigt also auch unsere Pflanze, obwohl einem ganz anderen Verwandtschaftskreise angehörig, dem oben für den Spaltöffnungsapparat von *Acacia* geschildertem Bau ähnliche Verhältnisse und zwar bedingt durch dieselbe Vorgeschichte desselben.

Opuntia lasiacantha Pfeiff.

(Taf. IV Fig. 1—5.)

Für die Erweiterung und Vertiefung der im Vorhergehenden behandelten Fälle versprach die gleichsinnige Untersuchung einer typischen Cactacee um so interessantere Ergebnisse, als wir es hier mit einem

Typus zu tun haben, der nicht nur in seiner gegenwärtigen vegetativen Ausbildung geradezu ein Paradigma weitgehendster xerophytischer Anpassung darstellt, sondern dessen rückläufige, an der jugendlichen Keimpflanze hochgradig reduziert auftretenden echten, hinfälligen Blätter selbst keinen ursprünglichen Zustand mehr darstellen. Während in den bisherigen Fällen an den ontogenetischen Veränderungen des Spaltöffnungsapparates die angrenzenden Nebenzellen entweder vollständig unbeteiligt waren oder nur einen kaum nennenswerten Anteil nahmen, sind dieselben hier bei der Umprägung desselben stark in Mitleidenschaft gezogen.

Keimblatt (Taf. IV Fig. 1—2). In der Oberflächenansicht ist jede Schließzelle seitlich von einer halbmondförmigen Nebenzelle begrenzt, deren gekrümmte Seitenwand vollkommen glatt ist. Auf diese folgen dann erst die gewöhnlichen Epidermiszellen mit den bekannten Membranwellungen. Im Querschnitte sind die Schließzellen bedeutend höher als breit. Die Außenwand zeigt eine deutlich entwickelte Vorhofleiste, welche an ihrer Außenfläche durch eine Längsfurche eingesenkt ist und ebenso an der den Vorhof begrenzenden Innenseite einen flachen Einschnitt besitzt, wodurch eine Ausladung gebildet wird, die im Verein mit jener der gegenüberliegenden Schließzelle einen ziemlich wirksamen Verschluß nach außen bedingt (Fig. 2). Die scharfen Kanten der beiden Leisten begrenzen eine sehr schmale Eisodialöffnung. Im Gegensatz zu den stark entwickelten Vorhofleisten sind die Hinterhofleisten kaum merkbar angedeutet. Die Cuticala erscheint von der unteren Hälfte der Bauchwand an als sehr dünnes Häutchen, welches an der Übergangsstelle in die Innenwand bloß eine sehr schwache Verstärkung erfährt, die der hinteren Leiste entspricht. Dabei fallen die Innenwände sehr steil gegen die Atemhöhle zu ab. Sowohl Rücken- als Bauchwand sind ziemlich dünn, was eine entsprechende Vergrößerung des Zellumens bedingt. Die Innenwände der angrenzenden Nachbarzellen sind auffallend zart und derart stark gegen die Atemhöhle zu vorgewölbt, daß unterhalb des Hinterhofes ein eigener Luftraum zustande kommt, der bei der geringen Ausprägung des eigentlichen Hinterhofes einen Ersatz für diesen bildet. Jedenfalls dürften die Nebenzellen an der Mechanik des Apparates auch aktiv irgendwie beteiligt sein. Alles in allem haben wir einen Apparat vor uns, der sich sowohl in dem durch den Bau der Vorhofleisten bedingten Abschluß nach außen als im Besitze und Verhalten der Nebenzellen selbst schon als sekundäres Anpassungsprodukt darstellt, eine Tatsache, die auch mit dem sonstigen anatomischen Bau des Keimblattes in vollem Einklange steht.

Epikotyl (Fig. 3—4). Eine ungleich höhere Komplikation zeigt der Apparat des Epikotyls der Keimpflanze. In der Oberflächenansicht spricht sich dieselbe durch die bedeutend größere Zahl von Nebenzellen aus, die in den Dienst desselben gestellt sind. Wie am Keimblatt sind diese auch hier durch die nicht gewellten Wände von den gewöhnlichen Epidermiszellen unterschieden. Gewöhnlich sind ihrer fünf vorhanden, nicht selten ist aber ihre Zahl größer (vgl. Abb.). Im Querschnitte fällt zunächst die Breite der Schließzellen bei relativ geringer Höhe dem Apparate des Keimblattes gegenüber auf (Fig. 4). Der Umriß derselben ist beinahe kreisrund. Der ganze Apparat erscheint durch Verwölbung der ziemlich dicken Außenwände der Nebenzellen deutlich eingesenkt. Die dicke Außenwand der Schließzelle trägt eine stark entwickelte, steil nach aufwärts gerichtete Vorhofleiste, welche wie beim Keimblatt durch eine Längsrinne abgesetzt ist. Auffallend ist, daß die starke Cutinisierung der Außenwand bis zur Mitte der hier ziemlich dünnen Rückenwand reicht. Wie beim Keimblatt ist auch hier die Hinterhofleiste nur sehr schwach ausgeprägt. Die Cuticula scheint nicht weit über dieselbe hinauszugehen, oder ist so dünn, daß sie kaum mehr nachweisbar ist. Die Innenwände sind im Verhältnisse zu den Außenwänden sehr dünn. Wie beim Keimblatt, aber in geringerem Grade, sind auch hier die Innenwände der direkt angrenzenden Nebenzellen gegen die Atemhöhle zu sehr stark vorgewölbt. Dem Apparat des Keimblattes gegenüber bedeutet nach dem beschriebenen Bau jener des Epikotyls einen bedeutenden Schritt vorwärts in einer gleichsinnigen Anpassung.

Rudimentäres Blatt (Fig. 5). Die echten verkümmerten Laublattreste treten in Form winziger, spitzer, rasch abfälliger Kegelchen auf und tragen gerade durch diese Merkmale so deutlich den Charakter weitgehend rückgebildeter, nur mehr mitvererbter Organe an sich. Die als Erbstück einer früheren ausgiebigeren Assimilationstätigkeit ziemlich zahlreich auftretenden Stomata zeigen im Gegensatz zu den eben beschriebenen einen Bau, der in der mächtigen Förderung der Vorhof- und starken Rückbildung der Hinterhofleisten an den von Haberlandt für die Schwimmblätter vieler Wasserpflanzen nachgewiesenen „Schwimmblattypus“ erinnert (Fig. 5). Wie die Abbildung zeigt, sind dieselben schwach eingesenkt und qualifizieren sich in der medianen Querschnittsansicht schon auf den ersten Blick durch eine Reihe von Merkmalen als phylogenetische Vorläufer des im Epikotyl nunmehr fertig vorliegenden Endstadiums. Vor allem sind die Schließzellen kurz und breit und zeigen wie am Epikotyl eine fast horizontal liegende Außenwand im Gegensatz zu

der abschüssigen, gegen die Spalte zu verlaufenden Außenwand im Keimblatte. Die Vorhofleisten sind hier mächtig gefördert, nur sehr schwach aufgerichtet, fast horizontal verlaufend und legen sich im geschlossenen Zustande bloß mit der sehr scharfen Kante aneinander. Der Verschluß des Apparates wird also wie beim Schwimmblattypus bloß oder wenigstens vorwiegend durch Schließung der Eisodialöffnung bewirkt. Die Bauchwände fallen gegen die Innenwände zu sehr steil ab. Letztere sind wie am Epikotyl gegen die Atemhöhle zu schräg gestellt, und auch hier erscheint die Hinterhofleiste bloß in Form einer zarten Kante angedeutet, deren Bedeutung funktionell selbstverständlich vollkommen illusorisch ist (Fig. 5). Die Innenwände der Nachbarzellen sind auch hier sehr stark gegen die Atemhöhle zu vorgewölbt und bilden so einen Ersatz für den sehr schwach ausgeprägten Hinterhof. Rücken- und Bauchwand sind sehr dünn, das Zellumen daher sehr groß. Die Außenwände der Nebenzellen sind nur mäßig verdickt und bloß von einer sehr dünnen Cuticula überzogen.

Während das Keimblatt in der Form, wie es uns gegenwärtig vorliegt, nach den mir zur Verfügung stehenden Keimpflanzen zu urteilen ein verhältnismäßig langlebiges Organ darstellt, sind die rudimentären Laubblätter äußerst hinfällig und kurzlebig. Mit diesem biologischen Unterschiede stimmt auch der Bau der Stomata beider Organe vollkommen überein. Wie bereits bemerkt, zeigen sie im Laubblatt einen Typus, den jeder unbefangene Beobachter, wenn er denselben bei einer Wasserpflanze vorfindet, ohne weiteres als Schwimmblattypus bezeichnen muß. Wenn wir bedenken, daß die junge Keimpflanze in der Heimat ihre Entstehung überhaupt einer kurzen, aber ausgiebigen Regenzeit verdankt, so schließt im Grunde genommen für das einer feuchteren Vergangenheit angehörige Laubblatt dieser Bautypus keinen Widerspruch in sich. Er macht aber auch andererseits gerade die Hinfälligkeit und Lebensunfähigkeit desselben in der Gegenwart vollkommen verständlich. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei dem immer der jeweiligen Gegenwart angehörigen Keimblatte. Es ist überhaupt sehr fraglich, ob das Keimblatt damals zur Zeit, wo die Laubblätter noch nicht soweit rückgebildet waren wie jetzt, denselben Spaltöffnungsapparat besaß, den es jetzt besitzt. Ich bin fest überzeugt, daß damals die beiden Vorhofleisten noch nicht im Sinne einer so wirksamen Verschlußeinrichtung der Eisodialöffnung ausgebildet waren wie jetzt. Aber selbst für den Fall als diese Bedingung zutraf, braucht sie auch unter feuchteren äußeren Faktoren für die Transpiration kein Hindernis zu bedeuten unter der Voraussetzung, daß die Beweglichkeit des Apparates eine derartige

ist, daß sie bei steigendem Turgor eine ausgiebige Öffnung der Zentralspalte ermöglicht; denn der Hinterhof ist auch hier soweit rückgebildet, sein Übergang in die Atemhöhle so geräumig, daß auch eine ausgiebigere Transpiration kein Hindernis zu finden braucht. Ja es ist sogar sehr wahrscheinlich, daß die Reduktion der Hinterhofleisten im Keimblatt überhaupt historisch noch derselben Zeit, wie der Schwimmblattypus des Laubblattes angehört. Das Keimblatt hat einfach später beim Wechsel der äußeren Bedingungen bloß durch die entsprechende Umbildung der Vorhofleisten nach der Richtung ihres gegenwärtigen Zustandes hin den Ansprüchen dieser neuen Bedingungen genügt, was auch sonst wieder mit dem relativ geringen Differenzierungsvermögen dieses Organes in vollem Einklange steht. So bestätigt uns auch dieses Objekt wieder die oben betonte Behauptung, daß dem Keimblatte keine weitgehende phylogenetische Bedeutung zukommt, daß wir es in demselben vielmehr mit einem Organ zu tun haben, das immer der jeweiligen Gegenwart angehörig bei der Wertschätzung seiner anatomischen Charaktere in erster Linie mit dem Maßstabe der Anforderungen dieser Gegenwart gemessen werden muß.

Zea Mays L.

(Taf. III Fig. 14—17.)

Die im folgenden zu besprechende junge Maispflanze verdient für uns deshalb ein besonderes Interesse, weil sie uns im Laufe ihrer Ontogenie einen phylogenetischen Vorläufer des *Gramineen*typus liefert. Die Phylogenie dieses Typus, welcher im Gesamtbereiche seiner Verbreitung mit auffallender Einheitlichkeit auftritt und durch seinen hochentwickelten Bau ganz unvermittelt dasteht, bereitete mir deshalb Schwierigkeiten, weil es mir trotz eifrigen Suchens nicht gelingen wollte, wenigstens eine Etappe der geschichtlichen Entwicklung dieses Typus empirisch aufzudecken. Theoretisch war ja die Ableitung desselben vom gewöhnlichen Monocotylentypus nicht schwierig. Daß die Untersuchung der ersten Laubblätter nach dieser Richtung hin keine Aufklärung bringen werde, war von vorne herein deshalb klar, weil dieselben sowohl geschichtlich als funktionell den gegenwärtigen Laubblättern entsprechen. Dagegen erwartete ich mir von der Untersuchung der Keimblattscheide die erbliche Fixierung eines früheren

Stadiums, da dieselbe bei ihrer weit zeitlich zurückreichenden nunmehrigen Funktion gerade in puncto Durchlüftungssystem nicht zuviel Veranlassung hatte, ihren ursprünglichen Zustand durch Anpassung weit umzuändern. Diese Erwartung hat sich denn auch, wie aus dem folgenden hervorgeht, in vollem Ausmaße bestätigt.

Bevor ich jedoch auf die spezielle Beschreiburg näher eingehe, möchte ich zum Verständnis des vorliegenden Falles einige Worte über die mutmaßliche Phylogenie des *Gramineen*typus vorausschicken. Auf eine ausführliche Charakteristik desselben kann ich hier um so eher verzichten, als ich dieselbe bereits im ersten Abschnitte p. 21 ff. gegeben habe. Hier sei nur hervorgehoben, daß außer den oben charakterisierten Merkmalen der regelmäßige Besitz zweier Nebenzellen, welche zumeist von den übrigen Epidermiszellen weit abweichen, ein Vorläuferstadium voraussetzt, in welchem diese Nebenzellen von den Nachbarzellen noch wenig verschieden bloß durch ihren deutlichen Anschluß an den Spaltöffnungsapparat ihre Zugehörigkeit zu demselben bekundeten. Dies bedingt aber auch gleichzeitig, daß die übrigen Epidermiszellen noch nicht ihre später beinahe mathematisch durchgeführte Verteilung in parallelen Längszeichen zeigten, sondern unter Beibehaltung der für die Monocotylen überhaupt charakteristischen Längsstreckung durch gelegentliche Bildung schräger Teilwände eine gewisse Unregelmäßigkeit der Aufeinanderfolge zuließen. Weiters ist bei der von Schwendener für den fertigen Gramineentypus nachgewiesenen häufigen aktiven Anteilnahme der Nebenzellen am Bewegungsmechanismus des Apparates letztere nur dann ausgiebig möglich, wenn die Beziehungen zwischen Schließ- und Nebenzelle im Bau und der gegenseitigen Lage beider bereits durch eine höhere Stufe des Gesamtbaues des Apparates gefestigt sind. Der Apparat selbst wird also in dem ursprünglich angenommenen Vorstadium noch im allgemeinen dem *Liliaceen*typus sehr nahe gestanden sein.

Alle die eben geäußerten Merkmale, welche in ihrer Vereinigung selbstverständlich bloß eine der geschichtlichen Entwicklungsetappen darstellen, welche der *Gramineen*typus durchgemacht hat, finden sich im Apparat der Keimblattscheide verwirklicht. Wie die Oberflächenansicht in Fig. 14 zeigt, sind die Epidermiszellen sehr lang und schmal, dünnwandig und zumeist durch mehr oder weniger schräg gestellte Querwände voneinander getrennt. Sowohl die häufige Krümmung ihrer Längsachse als die durch die schrägen Querwände bedingte Möglichkeit des Anschlusses zweier Zellen an eine vorhergehende bedingen einen unregelmäßigen Verlauf derselben, der trotz ihrer Längsstreckung parallel zur Längsrichtung des Organes keine deutliche

Verteilung in parallelen Längsreihen bedeutet. Dabei sind die Zellmembranen in der Profilansicht vollkommen glatt und zeigen nicht die geringste Spur der für die späteren Laubblätter so konstanten Wellung. Die nur gelegentlich und mehr oder weniger lokalisiert auftretenden Stomata sind sehr stark in die Länge gezogen und haben zwei sehr schmale Schließzellen, deren Rücken- und Bauchwände in der Oberflächenansicht fast parallel zueinander verlaufen. Jeder Apparat ist durch den Besitz zweier Nebenzellen ausgezeichnet, welche von den übrigen Epidermiszellen bloß durch geringe Länge abweichen. In der Breite stimmen sie mit denselben vollkommen überein (Fig. 14). Dabei ist der Anschluß der Nebenzellen an die Schließzellen vollkommen unsymmetrisch, jede Nebenzelle liegt ihrer Schließzelle bloß mit einem Teil ihrer Seitenwand an, und zwar in der Regel derart, daß die eine Schließzelle der unteren, die andere der oberen Hälfte derselben anliegt. Daß bei einem derartigen Zellanschlusse eine geregelte Beteiligung der Nebenzellen am Bewegungsmechanismus der Schließzellen kaum möglich ist, ist auf den ersten Blick klar. Wir haben es hier eben mit einem ersten Schritte der Heranziehung der Nebenzellen zur Dienstleistung der Schließzellen zu tun, welche eines der Hauptcharakteristika[1]) des *Gramineen*typus darstellt, aber in der eben geschilderten Art ihrer Durchführung vom fertigen Typus noch sehr weit absteht. Dieses phylogenetische Vorläuferstadium des Gramineentypus, welches wir theoretisch unbedingt als eines der ältesten Entwicklungsstadien desselben annehmen müssen, hat die Keimblattscheide der jungen Maispflanze noch bis auf den heutigen Tag erhalten.

Aber nicht nur die Oberflächenansicht entspricht vollkommen der Vorstellung, die wir uns von diesem historischen Stadium machen müssen, auch der Querschnitt zeigt einen Bau, welcher dem *Liliaceen*typus noch sehr nahe stehend die ersten Entwicklungsanläufe in der

[1]) Dabei ist es gleichgültig, ob die Nebenzellen auch tatsächlich immer physiologisch den Bewegungsmechanismus direkt nachweisbar beeinflussen, wie dies z. B. Schwendener für einige Gramineen (Cynosurus echinatus, Aira capillata etc.) nachgewiesen hat. Vgl. Schwendener, Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsber. d. Berliner Akademie VI 1889; Leitgeb, Beiträge zur Physiologie d. Spaltöffnungsapparates, Mitt. aus d. botan. Institut Graz, Jena 1888 p. 156; Schaefer, Über d. Einfluß des Turgors d. Epidermiszellen auf d. Funktion des Spaltöffnungsapparates, Pringsh. Jahrb. IX 1888 p. 178 ff.; Benecke, Die Nebenzellen d. Spaltöffnungen, Bot. Zeit. 1892; Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis vom Bau u. Funktion d. Spaltöffnungen, daselbst 1896.

Richtung zum *Gramineen*typus bereits hinter sich hat. Wie Fig. 15 zeigt, haben die leicht eingesenkten Schließzellen im medianen Querschnitte im allgemeinen die Charaktermerkmale des Normaltypus. Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof sind deutlich ausgeprägt. Innerhalb dieses Bauplanes weisen sie jedoch in mehreren Abweichungen vom typischen Bau desselben ganz unverkennbar die ersten Schritte ihrer Annäherung an den *Gramineen*typus nach. Vor allem ist dies die starke Verkürzung der Vorhofleisten unter gleichzeitiger Verdickung der Außen- und Innenwand. Ein zweiter diagnostisch wichtiger Zug ist die starke Verkürzung der Innenwand, ein Merkmal, das im Gesamtbereiche des *Gramineen*typus sehr häufig zum Durchbruche gelangt.

Dagegen fehlt die für diesen Typus so charakteristische Reduktion des Lumens in der mittleren Region der Schließzellen, welche dieselbe Pflanze schon am ersten Laubblatte so deutlich zeigt (Taf. III Fig. 16—17). In der Ausbildung des Lumens steht der Apparat der Keimblattscheide seinem Ausgangspunkte, dem *Liliaceen*typus noch näher als dem späteren *Gramineen*typus. Wir haben also im Spaltöffnungsapparat der Keimblattscheide ganz zweifellos einen phylogenetischen Vorläufer des schon im ersten Laubblatte vollendet vorliegenden *Gramineen*typus vor uns, ein ursprüngliches Stadium, das für uns um so wertvoller ist, als es uns gerade einen der ersten Schritte der Abzweigung vom Ausgangspunkte und des Überganges zum Endstadium dauernd erhalten hat. Dies ist aber auch alles, was uns die Ontogenie der Maispflanze aus der Geschichte des *Gramineen*typus erhalten hat, alle weiteren späteren Übergangsstadien fehlen. Denn wie erwähnt, beginnt bereits vom ersten Laubblatte an der Normalzustand (Fig. 16). Dieses zeigt nicht bloß die rechteckigen, in regelmäßigen Längsreihen stehenden Epidermiszellen mit gewellten Seitenwänden, sondern auch die dreieckigen Nebenzellen der Stomata, welche in allen Einzelheiten ihres Baues den fertigen Zustand darstellen (vgl. Taf. III Fig. 16—17). Bezüglich aller Details vgl. oben p. 21 ff. sowie die in Tabelle II für *Zea Mays* zitierten Abbildungen. Alle die eben für die Keimblattscheide von *Zea Mays* geschilderten Verhältnisse kehren im wesentlichen wieder bei

Hakea suaveolens R. Br.

(Taf. I Fig. 14—15.)

In den bisher behandelten Fällen führte mit Ausnahme von *Zea Mays* der Wechsel in den äußeren Lebensbedingungen zur Übertragung der Assimilationstätigkeit vom normalen Laubblatte auf die Achse

oder Phyllodien. Bei der im folgenden zu besprechenden Pflanze trat im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung eine weitgehende morphologische und anatomische Umbildung des ursprünglichen Laubblattes ein. Die Assimilationstätigkeit verblieb also im Bereiche echter Laubblätter. Wir haben hier demgemäß zwischen Jugendblatt und dem Laubblatt der entwickelten Pflanze zu unterscheiden. Ich wurde auf diese Tatsache ganz zufällig aufmerksam, als ich im Kalthaus des Grazer botanischen Gartens neben mehreren daselbst kultivierten Exemplaren unserer Pflanze auch einen Stock fand, dessen unterste (drei bis vier) Blätter ein ganz anderes Aussehen als die oberen hatten. Wie ich später erfuhr, handelte es sich hier um ein aus Samen gezogenes Exemplar, während sonst die Vermehrung in der Regel durch Stecklinge erfolgt, welche die späteren Blätter besitzen. Die aus solchen Stecklingen gezogenen Pflanzen sind dann begreiflicherweise zur Bildung der anders gestalteten Jugendblätter unfähig.

Das Jugendblatt ist vor allem ungeteilt, länglich spatelig, umgekehrt eiförmig, am Rande stachelspitzig und bilateral gebaut. Es zeigt in diesen Merkmalen einen Bautypus, der einen bei anderen Gattungen der Familie wie bei *Banksia, Dryandra* usw. dauernd erhaltenen Normalzustand darstellt. Die flächige Ausbreitung der Blattspreite hat beim Übertritte in heißere, trockenere Lebensbedingungen einem Blattbau weichen müssen, der bei entsprechender Assimilationsfläche weniger transpirierte als jener des Jugendblattes. Die Pflanze erreichte, wie das spätere Laubblatt zeigt, dieses Ziel dadurch, daß sie die früher ungeteilte Blattfläche in mehrere zylindrische, nadelförmige, fiederige Abschnitte auflöste, die bei ihrem radiären, walzlichen Bau auch einer gesteigerten Transpirationsgefahr gewachsen waren.[1]) Andere Arten wie *H. pugioniformis Cav.* sind nach dieser Richtung hin noch weiter gegangen und haben die ursprünglich flächige Blattspreite in eine einzige, zylindrische Nadel aufgelöst. An dem mir zur Verfügung stehenden Exemplare waren die untersten Jugendblätter noch zu einer Zeit erhalten, wo der Strauch bereits über 1 m hoch war. Sie standen also hier unter denselben Bedingungen wie die später gefiederten Nadelblätter. Und trotz alledem steht, obwohl das flächig ausgebreitete Jugendblatt eine ungleich bedeutendere Transpirationsgröße

---

[1]) Im wesentlichen dasselbe grobmorphologische Verhalten zeigt *Hakea trifurcata* (vgl. Goebel, Organographie II. Bd. p. 493 fig. 320). Leider finden sich daselbst über die feineren histologischen Unterschiede zwischen Jugend- und Fiederblatt keine speziellen Angaben.

besitzt, der Spaltöffnungsapparat desselben rücksichtlich seiner die Transpiration vermindernden Einrichtungen auf einer viel tieferen ursprünglicheren Stufe als die nadelförmigen Blattfiedern der entwickelten Pflanze, eine Tatsache, die mit der phylogenetischen Verschiedenwertigkeit beider Organe in vollem Einklange steht.

Eine Untersuchung des Keimblattes war mir nicht möglich, da mir keine Keimpflanzen der im Titel angeführten Art zur Verfügung standen. Ich habe aus diesem Grunde das Keimblatt einer anderen Art der Gattung (*H. saligna Kn.*) untersucht, welche zwar dauernd flächige Blätter, aber im wesentlichen denselben Spaltöffnungsapparat besitzt. Wie zu erwarten, zeigen die Stomata des Keimblattes dieser Art den gewöhnlichen Typus, wie wir ihn bereits bei den meisten der vorhergehenden Arten gefunden haben (Taf. I fig. 13). Nur begegnen wir hier dem ersten Stadium der Ausbildung dünnwandiger Nebenzellen, welche wahrscheinlich an der Dienstleistung des Apparates irgendwie beteiligt sind.

Das Jugendblatt von *H. suaveolens* hat vor allem deutlich eingesenkte Stomata. An dem Grade der Einsenkung ist die Epidermis insoferne nicht selbst beteiligt, als die die Seitenränder der äußeren Atemhöhle begrenzenden Epidermiszellen den übrigen Oberhautzellen gleichgestaltet sind (Fig. 14). Dagegen ist das eigentliche Schließzellenpaar allseits von zwei Reihen metamorphosierter Epidermiszellen umgeben, welche in der Oberflächenansicht zwei konzentrische Kreise darstellen. Die innere Reihe derselben besteht aus schmalen, dünnwandigen Zellen von doppelter Höhe der Schließzellen, deren blasig vorgewölbte Innenhaut weit in die Atemhöhle hineinreicht. Diese Zellen spielen beim Bewegungsmechanismus sicherlich eine wichtige aktive Rolle, wofür außer der Dünnwandigkeit auch der Besitz eines Chlorophyllapparates spricht. Die der äußeren Reihe dagegen sind halb so hoch als jene, dickwandig und grenzen einerseits an die gewöhnlichen Epidermiszellen, andererseits an die darunterliegenden Palissadenzellen. Sie dürften zum Teil wenigstens eine mechanische Funktion bei der Aufhängung des ganzen Apparates besitzen beziehungsweise als Widerlager für die innere Zellreihe fungieren. Die angrenzenden Epidermiszellen zeigen den normalen Bau der gewöhnlichen Epidermiszellen des Blattes. Sie sind deutlich länger als hoch, beinahe rechteckig und besitzen schwach nach außen vorgewölbte Außenwände, welche nicht stark verdickt sind. Es fehlt ihnen jede weitere Nebeneinrichtung zur Verengerung der äußeren

Atemhöhle. Die eigentlichen Schließzellen zeigen ein noch verhältnismäßig großes Zellumen, mäßig dicke Rückenwände und sehr stumpfe Hinterhofleisten. Wir haben jedenfalls einen Apparat vor uns, der deutliche, ziemlich weitgehende xerophytische Anpassung zeigt, aber wie wir gleich sehen werden, nach dieser Richtung hin graduell hinter jenem des späteren Fiederblattes weit zurücksteht.

Im Gegensatz zum bilateral gebauten Jugendblatt sind die zylindrischen Fiedern des späteren Blattes in allen Gewebesystemen streng radiär gebaut. Der gesamte innere Bau derselben stellt auch, abgesehen von dem aus diesem Grunde so oft studierten und vielfach abgebildeten Spaltöffnungsapparat [1]) geradezu ein klassisches Beispiel der weitgehendsten Umprägung eines Assimilationsorganes in Anpassung an extrem xerophytische Faktoren dar. Die Spaltöffnungen sind viel tiefer eingesenkt als im Jugendblatt (Fig. 15). Die die äußere Atemhöhle seitlich begrenzenden Epidermiszellen beteiligen sich hier in hervorragendem Maße nicht nur an der Vergrößerung derselben, sondern auch an der Verengerung ihrer Ausmündungsöffnung. Und zwar geschieht dies dadurch, daß dieselben an der Übergangsstelle zwischen Außen- und Seitenwand auffallend dick und nur aus cutinisierten Schichten bestehend eine breitringförmige Ausladung bilden, wodurch die Ausmündung beträchtlich eingeengt wird. Die Dicke dieses Ringwulstes übertrifft ebenso wie jene der Epidermisaußenwände die Außenwände der Epidermiszellen des Jugendblattes um das Drei- bis Vierfache. Dabei weichen diese auch in ihrem sonstigen Umriß von den Oberhautzellen des Jugendblattes bedeutend ab. Sie sind fast um die Hälfte schmäler, fast kubisch und zeigen infolge der auffallend starken Verdickung ihrer Außenwände ein unverhältnismäßig kleineres Lumen als im Jugendblatt. Dabei sind Außen- und Seitenwände ihrer ganzen Ausdehnung nach cutinisiert und nur die Innenwände geben Cellulosereaktion. In den Seitenwänden ist bloß die Übergangsstelle derselben in die Innenwand, bis zu der am Querschnitte die cutinisierten Schichten in Form eines eingelagerten Zapfens hineinreichen, cutinfrei (vgl. Abb.). Durch die beschriebene Bildung der an die äußere Atemhöhle grenzenden Epidermiszellen kommt eine Höhlung zustande, deren untere Etage einen tonnenförmigen Luftraum umschließt. Dabei sind die Schließzellen auch in die untere Etage tiefer eingesenkt als beim Jugendblatt. Sie zeigen

---

[1]) Tschirch, Linnaea 1880—82 Taf. II fig. 21, 23; Schacht, Anatomie u. Physiologie der Gewächse 1856 I Taf. IV fig. 8; Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 408 fig. 165 B.

im medianen Querschnitt im allgemeinen den für das Jugendblatt beschriebenen Umriß, nur ist die im Bau derselben angedeutete Entwicklungsrichtung noch entsprechend fortgesetzt. Vor allem sind sowohl Außen- als Innenwände so stark verdickt, daß wie beim *Gramineen*typus das Lumen bloß auf einen spaltenförmigen Raum reduziert erseheint. Die Cuticula, welche die Außenwände der angrenzenden Nebenzellen fast ihrer ganzen Dicke nach einnimmt, bildet auch in der Außenwand der Schließzelle parallel zur Fläche derselben eine dicke Schicht, um dann zur Bildung der kräftigen Vorhofleisten überzugehen, überzieht dagegen die Bauch- und Innenwand bloß in Form eines dünnen Häutchens. Dasselbe gilt für die Innenwand der sehr dünnwandigen Nebenzellen der ersten Reihe sowie für die dickwandigen Zellen der äußeren Reihe. Letztere sind meist im Verhältnis zu den ersteren merklich größer als im Jugendblatt. Dagegen gaben die Seitenwände der Nebenzellen der äußeren Reihe reine Cellulose reaktion.[1]) Dies ist auch vom physiologischen Standpunkte aus ganz begreiflich, da dieselben den Stoffverkehr zwischen den angrenzenden Palissadenzellen und den direkt an die Schließzellen angrenzenden Nebenzellen der inneren Reihe vermitteln müssen, welchen jedenfalls ein sehr wichtiger aktiver Anteil am Bewegungsmechanismus zukommt.

So zeigt uns die zylindrische, radiär gebaute Fieder des späteren Blattes einen Spaltöffnungsapparat, der in allen Einzelheiten seines Baues die Vollendung dessen darstellt, was der Apparat des Jugenblattes auf einer viel tieferen Stufe zeigt, obwohl das letztere in seiner flächigen Blattspreite eine ungleich bedeutendere Transpirationsgröße besitzt, und dies alles bloß deshalb, weil es als atavistisches Organ einer früheren Anpassungsepoche über seinen ursprünglichen Zustand nicht hinaus kann. Es offenbart sich hier in dem unscheinbaren Schließzellenquerschnitte der Ausdruck eines Naturgesetzes, das wenn auch nicht in demselben Umfange, so doch in derselben Richtung Tier- und Pflanzenreich beherrscht.

Die im vorhergehenden angeführten Spezialfälle, welche beliebig vermehrt werden könnten, dürften zur Illustration der oben betonten

[1]) Selbstverständlich beziehen sich alle bisherigen histologischen Angaben bloß auf das vollständig ausgewachsene Fiederblatt.

Aufstellungen ausreichen. Bevor ich die wichtigsten phylogenetischen Ergebnisse zusammenfasse, erübrigt mir jedoch, kurz auf die Kritik eines Einwandes überzugehen, der den obigen Behauptungen gegenüber leicht gemacht werden kann und zum Teil auch gemacht wurde, den ich mir auch selbst machte, dessen Kritik aber wie ich glaube, recht geeignet ist, ein Licht auf die Methode zu werfen, die derartigen Fragen gegenüber einzunehmen ist. Dieser Einwand läuft, wie bereits oben kurz erwähnt, dahin hinaus, die verschiedenen geschilderten Jugendstadien in ihren morphologischen und anatomischen Merkmalen als bloße Anpassungsstufen an diejenigen Bedingungen aufzufassen, unter denen die betreffenden Organe vegetieren, ihnen mithin jede historische Bedeutung rundweg abzusprechen. Es war ein Hauptverdienst Goebels[1]) und v. Wettsteins[2]) auf diese Möglichkeit zugunsten einer streng wissenschaftlichen, nur auf kausale Erklärung ausgehenden phylogenetischen Methode neuerdings wieder mit besonderem Nachdrucke hingewiesen zu haben. Denn gerade in den Fällen heteroblastischer Jugendentwicklung[3]) kommt ein spekulativ veranlagter Forscher nur zu leicht in die Versuchung, in zu weit gehender Analogisierung mit ähnlichen Vorgängen im Tierreiche den leicht zu gering anzuschlagenden Anteil der einwirkenden Faktoren der Gegenwart auf Kosten der Vergangenheit zu unterschätzen. Tatsache ist, daß die primären Laubblätter unter anderen Bedingungen vegetieren als die jüngsten Achsenauszweigungen, zuletzt gebildeten Phyllodien und viel später entwickelten Laubblätter der entwickelten Pflanze. Aber ebenso zweifellos ist es auch, daß die primären Organe keineswegs ausschließlich Produkte der Anpassung an diejenigen Faktoren darstellen, unter denen sie zu vegetieren genötigt sind. Sie sind historische Anpassungen, die in der Gegenwart nur insoweit als Anpassungen aufgefaßt werden können, als in der ersten Entwicklungszeit ähnliche äußere Faktoren tonangebend sind, welche in früheren Perioden den Normalzustand bedeutet haben. Könnte die junge Pflanze ihre Vergangenheit vollkommen abschütteln und hätte sie in der Qualität der Anpassung ihrer primären Organe an alle auf diese einwirkenden Faktoren vollkommen freien Spielraum, so würden dieselben sehr häufig nicht

[1]) Goebel, Organographie I 1898 p. 121 ff.

[2]) v. Wettstein, Handbuch d. system. Botanik I 1901 p. 26—28.

[3]) Vgl. Goebel l. c. p. 123.

nur morphologisch, sondern auch anatomisch anders aussehen als sie heute aussehen. Beim pflanzlichen ist eben nicht weniger als beim tierischen Organismus, wenn auch in geringerer Ausprägung die Vergangenheit der Maßstab für dessen Gegenwart, ja selbst für dessen Zukunft.

Zum Verständnisse und Beweise dessen müssen wir uns darüber klar werden, wie weit die direkte Anpassung des in Rede stehenden Apparates bei ein und derselben Art geht und wo sie aufhört. Wir können dies um so leichter, als über diese Frage bereits mehrere sehr wertvolle Untersuchungsergebnisse vorliegen, deren einige hier kurze Erwähnung verdienen. Durch die Untersuchungen Stahls, Haberlandts, Bonniers, Holtermanns, Hesselmans und anderer Autoren[1]) wurde bekanntlich festgestellt, daß das Laubblatt sich in weitgehendem Maße an die Faktoren des sonnigen und schattigen Standortes anzupassen versteht. Diese Anpassungsfähigkeit findet ihren Ausdruck in der Verdickung der Epidermisaußenwände, der Bildung des Hypoderms, Vermehrung bzw. Verminderung der Zellschichten des Palissadengewebes, in auffallender Längsstreckung oder Verkürzung derselben, der Vermehrung oder Einschränkung der Durchlüftungsräume, der Veränderung der Gestalt der Schwammparenchymzellen und was für die vorliegende Frage von besonderem Interesse ist, in dem Grade der Einsenkung der Stomata. Der durch direkte Anpassung bewirkte Unterschied zwischen dem Bau des Sonnen- und Schattenblattes ist bei einer und derselben Spezies unter Umständen so groß, daß man nicht nur Blätter einer ganz anderen Art, sondern selbst einer anderen Gattung vor sich zu haben glaubt. Ein klassisches Beispiel hiefür liefert der seit Stahls schönen Untersuchungen so

---

[1]) Stahl, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms Bot. Zeit 1880 p. 868; Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XVI N. F. IX 1883; Areschoug, Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbes. auf d. anatomische Struktur d. Blattorgane, Englers Jahrb. II 1882; Haberlandt, Über d. Assimilationssystem, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. IV 1886 p. 206ff.; Physiolog. Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 260ff.; Bonnier, Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes, Bull. d. l. Soc. bot. de France XXXV 1888; Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées, Rev. génér. d. Bot. 1894 p. 505; Büsgen, Bau u. Leben unserer Waldbäume 1897; Bédélian, Influence d. l. culture en serre sur quelques plantes des environs de Paris, Rev. génér. d. Bot. 1904 p. 144ff.; Hesselman, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen, Beih. z. bot. Zentralbl. XVII 1904. Ein ausführliches Literaturverzeichnis enthält die ausgezeichnete Arbeit Hesselmans, vgl. überdies p. 33 Fußn. 1—2.

viel zitierte Fall unserer einheimischen Rotbuche (Stahl l. c. 1883 Taf. X fig. 1—3).

Handelte es sich bei diesen Untersuchungen größtenteils um bereits fertig vorliegende Anpassungen, welche das Produkt länger einwirkender Faktoren sind, so gelang es in neuester Zeit Holtermann, die durch die äußeren Faktoren bewirkten Veränderungen in ihrer Entstehung direkt zu verfolgen. Holtermann konnte zeigen, daß Mangrovepflanzen (*Rhizophora mucronata*, *Sonneratia acida* u. a.), welche im botanischen Garten zu Peradeniya auf Ceylon eingepflanzt waren, im Bau der Blätter auffallende Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten aufwiesen, wie es an den natürlichen Standorten zu beobachten ist. „Die Cuticula wurde bedeutend dünner, die Schleimzellen verschwanden, die Spaltöffnungen waren zum Teil gar nicht eingesenkt.“ Ähnliche Veränderungen, oft bis zum Verschwinden der Einsenkungen waren bei gleicher Behandlung auch für die Blätter von *Aloë vera* nachweisbar.[1]) Eine interessante Weiterführung erfuhren diese Untersuchungen neuerdings durch Nordhausen, welcher den Nachweis erbrachte, daß „bei den baum- und strauchartigen Gewächsen die sogenannten Licht- und Schattenblattmerkmale auch ohne einen direkten Einfluß des Lichtes schon in frühen Entwicklungsstadien, sei es noch in der geschlossenen Knospe oder bald nach Aufbrechen derselben zur Ausbildung gelangen können, d. h. also, daß den Blattanlagen bereits innerhalb der Knospe eine bestimmte Gestalt bzw. Struktur induziert ist“ (l. c. p. 41).[2])

Wenn wir die in der einschlägigen Spezialliteratur niedergelegten Fälle vergleichend überblicken, so finden wir, daß es sich immer entweder um Blätter verschiedener unter verschiedenen äußeren Bedingungen vegetierender Individuen handelt, oder in den wenigen Fällen, wo sich die Unterschiede auf Organe ein und desselben Individuums beziehen, um Organe, welche unter sehr stark divergierenden Beleuchtungs- und damit auch Transpirationsverhältnissen wachsen.

Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse in den oben für die Ontogenie der verschiedenen Keimpflanzen beschriebenen Fällen, von denen hier bloß einige wenige herausgegriffen sein mögen. Das erste Laubblatt[1]) der Keimpflanze von *Cytisus scoparius* kommt, wie jeder

---

[1]) Holtermann, Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen. Sitzungsber. d. Berliner Akademie 1902 p. 673; Schwendener, Über den gegenwärtigen Stand der Descendenzlehre in der Botanik. Naturwiss. Wochenschr. 1902 Nr. 11 p. 125 fig. 5—6.

[2]) Nordhausen, Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1903 p. 30 ff.

unbefangene Beobachter zugeben muß, genau unter denselben äußeren Bedingungen zur Entwicklung wie die beiden Keimblätter, und trotzdem ist der Spaltöffnungsapparat desselben konstant auffallend stärker eingesenkt. Ganz dasselbe gilt von *Spartium junceum*. Dazu kommt, daß das erste Laubblatt ziemlich kurzlebig ist und in der Regel an Lebensdauer den Keimblättern ungefähr entspricht. Aber selbst in diesen Fällen läßt sich von einem extrem rigorosen Standpunkte aus noch immer einwenden, daß die Transpirationsfläche desselben etwas größer als die des Keimblattes ist, und der Unterschied im Grade der Einsenkung damit in Zusammenhang zu bringen sei. Auch diese letzte Einwandsmöglichkeit wird durch das Verhalten von *Casuarina* und namentlich von *Hakea suaveolens* endgültig beseitigt.

Untersucht man an der Keimpflanze von *Casuarina equisetifolia* das erste unmittelbar oberhalb der Keimblätter gelegene Internodium der Achse, welches, wie selbst der skeptischste Beobachter zugeben muß, noch lange über die Lebenstätigkeit der Cotyledonen hinaus genau denselben Verhältnissen ausgesetzt ist wie diese, auf den Bau des Spaltöffnungsapparates, so findet man, ohne die geringste Spur eines Überganges, alle früher (p. 17 ff.) für die Achse der entwickelten Pflanze beschriebenen Charaktermerkmale (vgl. Taf. I fig. 8—9). Noch eklatanter liegen die Verhältnisse bei *Hakea suaveolens*. Hier steht, wie oben (p. 128) gezeigt wurde, der Spaltöffnungsapparat der flächigen, ungeteilten Jugendblätter an aus Samen gezogenen Exemplaren,[2]) jenem des späteren, zerteilten Fiederblattes im Grade all der die Transpiration herabsetzenden Einrichtungen merklich nach, obwohl die ersteren, wovon ich mich selbst überzeugen konnte, noch zu einer Zeit assimilieren, wo der Stock bereits eine Höhe von einem Meter und darüber erreichte. Dies fällt hier um so mehr ins Gewicht, als die Jugendblätter, obwohl demgemäß unter denselben Bedingungen wie die so hochgradig xerophytisch gebauten Fiederblätter vegetierend, bei ihrer flächigen Ausbreitung eine ungleich größere Transpirationsfläche als diese besitzen. Und trotz alledem kommt das historisch einer anderen Anpassungsperiode angehörige Jugendblatt über den ursprünglichen Spaltöffnungstypus nicht hinaus.

Ich glaube, daß die angeführten Fälle genügen dürften, um den in diesem Abschnitte niedergelegten Gedankengang zu bestätigen,

[1]) Ich spreche hier absichtlich bloß vom ersten Laubblatt und nicht den Primärblättern überhaupt.

[2]) Und diese Art der Verbreitung stellt ja am natürlichen Standort für unsere Pflanze den Normalzustand dar.

dessen Hauptpunkte sich kurz in folgendem zusammenfassen lassen: Das Keimblatt zeigt im Bau des Spaltöffnungsapparates bei den Vertretern der verschiedensten Verwandtschaftskreise eine überraschende Konvergenz, die in der Anpassung an die im großen und ganzen gleichförmigen auf dasselbe einwirkenden äußeren Faktoren sowie in der Leistungsfähigkeit dieses Typus bei relativ geringem Aufwande an Bildungsmaterial und Differenzierungsvermögen ihre Erklärung findet. Diese anatomische Einförmigkeit steht übrigens auch in vollem Einklange mit der grobmorphologischen Einförmigkeit dieses Organes, das in der Wertigkeit seiner Merkmale in erster Linie mit dem Maßstabe der Anforderungen der Gegenwart gemessen werden muß. Dagegen schließt diese Konvergenz nicht die Ausbildung gewisser feinerer Merkmale aus, welche als phyletische Merkmale des jeweiligen Verwandtschaftskreises unabhängig von der Anpassung zum Durchbruche gelangen. Im Gegensatze zum Keimblatte zeigen die Primärblätter häufig Stomata, deren Bau die Wiederholung eines in einer früheren Anpassungsperiode vorherrschenden Normalzustandes darstellt. In hohem Maße abweichend und mit dem letzteren durch keine Übergangsstadien verbunden, qualifiziert sich in diesen Fällen heteroblastischer Jugendentwicklung der Bau des Apparates des der Gegenwart angehörigen Assimilationsorganes (Achse, Phyllodium, Phyllocladium, Laubblatt der entwickelten Pflanze) als der Höhepunkt einer Anpassungstendenz, welche sich bereits in den früheren Stadien, wenn auch in geringerem Grade aussprach. So stellt also der Wandel im Bau des Spaltöffnungsapparates vom Keimblatt bis zum Hauptassimilationsorgan der Gegenwart in vielen Fällen eine in bestimmter Richtung aufsteigende Stufenleiter von Entwicklungsstadien desselben dar, welche ohne weiteres auch als dessen phylogenetische Entwicklungsetappen für die betreffende Art, aber auch nur für diese, aufgefaßt werden können, deren verbindende Zwischenglieder fehlen.

IV. Abschnitt.

Spaltöffnungsapparat und Generationswechsel.

„Die vier grofsen Gruppen der Cormophyten, welche wir unterscheiden, repräsentieren ebensoviele Abschnitte in dem grofsen Prozesse der Anpassung der ursprünglich an das Wasser vollständig gebundenen Pflanze an das Landleben."
v. Wettstein, Handbuch II 1, 1903 p. 16.

Die gewaltige Geistestat Hofmeisters, der wir die Erkenntnis des pflanzlichen Generationswechsels verdanken, hat uns mit einem Schlage einen klaren Einblick in die engen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den bis dahin unüberblickbar erscheinenden Hauptreihen der Cormophyten gegeben. In erster Linie auf einem vergleichenden Studium der Reproduktionsorgane und der Entwicklungsgeschichte fußend, hat Hofmeister mit seltenem Scharfsinne die regelmäßige Aufeinanderfolge und Beziehungen der gegenseitigen Ausbildung einer geschlechtlichen und einer ungeschlechtlichen Generation in auch heute noch mustergültiger Diskussion klargelegt.[1]) Nur den Schlußstein an seinem stolzen Gedankenbau ist uns Hofmeister schuldig geblieben — den Versuch einer kausalen Erklärung der durch ihn inaugurierten empirischen Erkenntnis. Auch spätere Forscher haben im großen und ganzen die Hofmeistersche Lehre durch ein zwaar unverhältnismäßig reicheres und zum Teil auch schwerwiegenderes Rüstzeug neuerer Entdeckungen in ihren Grundzügen bloß bestätigt und ergänzt. Erst v. Wettstein blieb es vorbehalten, anknüpfend an die reiche Detailarbeit seiner Vorgänger den erlösenden Gedanken zu finden, der zu einem befriedigenden kausalen Verständnis des Generationswechsels führt. v. Wettstein hat bekanntlich klar gezeigt,

---

[1]) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, Leipzig 1851.

daß der Wechsel und die gegenwärtige Entwicklung beider Generationen in letzter Linie nichts anderes als die notwendige Folge der „Anpassung an das Leben in zwei in bezug auf den Feuchtigkeitsgehalt verschiedenen Medien" darstellt.[1]) Hand in Hand hiemit erklärt sich auch von selbst die Tatsache, daß dieser Generationswechsel von den *Gymnospermen* an aufgehoben ist, was ebenfalls mit besonderem Nachdrucke erst v. Wettstein betonte. Vom Standpunkte dieser neuen Einsicht aus entpuppt sich dieses sonst so unvermittelt dastehende Naturphänomen als die notwendige Folge eines in seinen Ergebnissen auf die Gesamtkonfiguration des Pflanzenreiches sehr folgenschweren historischen Anpassungsvorganges. Biologisch gesprochen erscheint demnach die geschlechtliche Generation der Gametophyt[1]) phylogenetisch als Wassergeneration, die ungeschlechtliche Generation, der Sporophyt[2]) als Luftgeneration. Sowohl die allmähliche Reduktion der ersteren wie die mächtige Förderung der letzteren sind Glieder einer historisch leicht verständlichen Kette kausal bedingter Erscheinungen.

Indem ich mich der Aufgabe dieses Buches entsprechend im folgenden bloß auf die Besprechung der bestimmte vegetative Gewebe betreffenden Veränderungen dieser Anpassungsnotwendigkeit beschränke, verweise ich bezüglich der reproduktiven Organkomplexe auf die einschlägige Darstellung bei v. Wettstein, Campbell und Goebel.

Wenn der Sporophyt seine gesamte morphologische Entwicklung der immer weitergehenden Emanzipation vom flüssigen Medium des Wassers und der Anpassung an das für ihn neue Medium der Luft verdankt, so war für ihn begreiflicheweise zunächst die empfindlichste Lebensgefahr die der Vertrocknung. Bei der Wichtigkeit der Assimilationstätigkeit muß demgemäß von allen Gewebesystemen jenes am einschneidensten betroffen worden sein, dem die Regelung der Durchlüftung, des Gasaustausches obliegt, das Durchlüftungssystem beziehungsweise die Ausführungsgänge desselben, die Spaltöffnungen. Es steht demgemäß zu erwarten, daß das allmähliche Heraustreten des Sporophyten aus dem Wasser und die vegetative Ausgliederung desselben bei den Hauptabteilungen der Cormophyten in gewissen über-

---

[1]) v. Wettstein, Handbuch d. systematischen Botanik II 1, 1903 p. 13ff., vgl. überdies Campbell l. c.; Goebel, Organographie 1898—1901.

[2]) „Sexualgeneration" und „Sporogongeneration". Haeckel, Systematische Phylogenie I 1894 p. 263—264.

einstimmenden Zügen des Spaltöffnungsapparates ihre Spuren zurückgelassen haben.

So zwingend und eigentlich selbstverständlich diese notwendige Schlußfolgerung ist, so schwierig ist es andererseits, diese Spuren gegenwärtig noch klar zu erkennen. Denn einerseits liegen uns in den rezenten Vertretern der niedrigeren Cormophyten nur mehr spärliche und großenteils abgeleitete Reste des einst gewaltig aufstrebenden Gesamtstammes vor, und andererseits hat die aktuelle Anpassung viele ursprüngliche Züge notwendigerweise verwischt. Trotz alledem glaube ich im folgenden zeigen zu können, daß, wenn wir von allen sekundären Umbildungen absehen, dieser gewaltige historische Anpassungsvorgang auch heute noch in einigen Entwicklungsetappen des Spaltöffnungsapparates nachklingt, welche sich zum Teile mit den morphologischen durch gewisse Verwandtschaftsreihen repräsentierten Etappen der Cormophyten decken.

Daß es sich im folgenden bloß um Bausteine zu einer Phylogenie des Spaltöffnungsapparates handeln kann, ist dem Gesagten zufolge wohl klar. Die Schwierigkeiten, welche sich einer Phylogenie dieses Apparates in den Weg stellen, sind so groß, daß ihnen selbst bei voller Beherrschung der gesamten physiologischen Pflanzenanatomie, der Morphologie und Systematik der Cormophyten wohl nur teilweise beizukommen ist. Denn auch hier heißt es nicht nur zu wissen, was die Pflanze braucht, sondern was sie auf Grund ihrer systematischen Stellung und das heißt eben ihrer Vergangenheit kann und was sie eben darum nicht kann.

Weiters ist eine volle Berücksichtigung der auf das jeweilige Objekt in der Gegenwart einwirkenden äußeren Lebensverhältnisse sowie eine klare Einsicht in die Frage notwendig, inwieweit wir es mit ursprünglichen oder mit abgeleiteten Formen zu tun haben, was wieder die weitgehendste Berücksichtigung aller übrigen Merkmale voraussetzt. Daß bei der Aufdeckung von histologischen Erbstücken die feinsten Details des histologischen Baues mit berücksichtigt werden müssen, liegt auf der Hand. Wenn ich es trotzdem wage, an diesen schwierigen Versuch einer anatomisch-histologischen Beründung der v. Wettsteinschen Erklärung des Generationswechsels heranzutreten, so ermutigen mich hiezu nicht nur die volle Übereinstimmung aller übriger Tatsachen mit dieser Erklärung, sondern auch meine an Zahl zwar geringen, aber, wie ich glaube, in ihrer phylogenetischen Verwertung ziemlich einleuchtenden Untersuchungsergebnisse. Möge sich

der phylogenetisch geschulte Leser bei der Abwägung derselben die erwähnten Schwierigkeiten vor Augen halten.

Bryophyta.

Die phylogenetisch älteste Veranlassung zur Ausbildung eines die Transpiration regulierenden Apparates betraf unter den rezenten Cormophyten das Sporogon der Bryophyten. Hier finden wir zum erstenmal den Versuch „einer Zweiteilung im Leben der Pflanze", wie sich v. Wettstein treffend ausdrückt (l. c. p. 14). Dieses Heraustreten des Sporophyten aus dem flüssigen Element des Wassers wird anfangs mehr ein temporäres' gewesen sein, das bei der jedenfalls noch sehr ursprünglichen Anpassung an dieses neue Lebensmedium eine gelegentliche Benetzung, ein gelegentliches Unterwassersetzen zuließ. Demgemäß wird auch die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates nur langsamen Schrittes vor sich gegangen sein; bedeutet ja selbst der Höhepunkt derselben innerhalb der *Muscineen* auch heute noch ein Stadium, welches als ein relativ primitives bezeichnet werden muß. Demgemäß stand zu erwarten, daß sich im Sporogon der Sporophyten, wenigstens bei älteren, ursprünglicheren Formen noch einige der Entwicklungsschritte nachweisen lassen, welche der Spaltöffnungsapparat auf dem Wege seiner phylogenetischen Entwicklung durchgemacht hat.

Der gegenseitigen Entwicklung beider Generationen entsprechend, erscheint es weiters selbstverständlich, daß sich bei den älteren Formen bloß für die zweite, dem Landleben angehörige Generation nicht nur ein Bedürfnis nach gesteigerter Transpirationsregulation herausstellte, sondern daß es auch bloß diese Generation bei ihrer gewissermaßen fortwährend daraufhin angestrengten phylogenetischen Anpassungsarbeit zu dem Besitze eines echten Spaltöffnungsapparates gebracht hat. Ebensowenig wie die Assimilationswurzeln von *Taeniophyllum, Aeranthus* und *Campylocentrum*[1]) imstande sind, echte Spaltöffnungen, ein normales Palissadengewebe und Schwammparenchym zu entwickeln, weil ihnen ihre Wurzelnatur noch zu sehr im Leibe steckt und sie als Assimilationsorgane phylogenetisch noch zu jung

[1]) Vgl. Porsch, Anatomie der Assimilationswurzeln von Campylocentron chlororhizum Porsch in dessen Bearbeitung der Orchideenausbeute der unter Leitung Prof. v. Wettsteins 1901 unternommenen Expedition nach Südbrasilien, Denkschriften d. Wiener Akademie 1905.

sind, ebensowenig konnte es der Gametophyt der Bryophyten als eine historisch dem Wasserleben angehörige Generation zu höher organisierten Transspirationsregulatoren in Form von Spaltöffnungen bringen. Bezüglich der nur physiologisch, keineswegs aber morphologisch gleichwertigen Atemöffnungen der *Ricciaceen* und *Marchantiaceen* sei hier auf das weiter unten Gesagte verwiesen.

Es frägt sich nun, in welcher der beiden Hauptklassen der Bryophyten die sekundär am wenigsten veränderten Entwicklungsetappen des Apparates zu suchen sein dürften. Wir sehen schon hier, wie wichtig bei der Entscheidung derartiger phylogenetisch-anatomischer Fragen die möglichst vielseitige Berücksichtigung aller übrigen systematischen Ergebnisse ist. Bis vor nicht langer Zeit war man allgemein gewohnt, die Laubmoose als die ursprünglichen, tiefer stehenden, die Lebermoose als die abgeleiteten, höher stehenden Typen aufzufassen. Wie seinerzeit bereits Lindberg kurz angedeutet,[1]) in jüngster Zeit erst v. Wettstein klar gezeigt hat,[2]) sind gerade umgekehrt die Laubmoose als ursprünglicher, die Lebermoose dagegen als stärker abgeleitet zu bezeichnen. Wir werden im folgenden sehen, daß auch ein vergleichendes Studium der phylogenetischen Entwicklung des Spaltöffnungsapparates dahin führt, die Laubmoose im allgemeinen als weniger abgeleitet, die Lebermoose als stärker abgeleitet aufzufassen. Da die mehr oder weniger weitgehende Erhaltung eines ursprünglichen Zustandes im Spaltöffnungsapparate in inniger Wechselbeziehung zu den gegenwärtig auf die einzelnen Arten einwirkenden äußeren Faktoren steht, also die systematische Entwicklung der Hauptgruppen demgemäß nicht mit der speziellen Entwicklung des Apparates parallel läuft, muß ich hier auf eine streng systematische Behandlung der Frage nach Familien und Familienreihen verzichten.

Ganz im allgemeinen stand wohl zu erwarten, daß, da gerade die Bryophyten, wie die Entwicklung ihres Sporophyten zeigt, phylogenetisch gesprochen, die kürzeste Vergangenheit einer weitergehenden Emanzipation vom Wasserleben und Anpassung an das Landleben hinter sich haben, im Bereiche dieses Formenkreises die ursprünglichsten Entwicklungsstadien des Spaltöffnungsapparates zu finden sein dürften. Wie aus dem Folgenden hervorgeht, ist diese Forderung auch tatsächlich erfüllt.

Das älteste Stadium, gewissermaßen der erste historische Schritt

---

[1]) Lindberg, On Zoopsis, Journ. of the Linn. Soc. Lond. Bot. XIII 1873.

[2]) v. Wetttsein, Handb. d. syst. Botanik II 1, 1903 p. 25—26.

nicht nur zur Differenzierung eines Transpirationsregulators, sondern auch einer Einrichtung zur Aufnahme der Kohlensäure, wird wohl das Auftreten von Intercellularräumen zwischen beliebigen Epidermiszellen gewesen sein.[1]) Diese Intercellularräume werden ursprünglich wahrscheinlich nicht bis zur vollständigen Trennung der angrenzenden Epidermiszellen geführt haben, sondern das innere Drittel, kurz ein Teil der Seitenwände mag ursprünglich noch verwachsen sein. Unmittelbar an die Innenwände der angrenzenden Epidermiszellen grenzte jedenfalls das grüne, assimilierende Grundgewebe, welches ursprünglich in seiner assimilierenden Funktion auch von der Epidermis unterstützt worden sein dürfte. Sowohl für den nach außen abziehenden Wasserdampf als für die von außen zu beziehende Kohlensäure erscheint dadurch der Weg etwas abgekürzt. An Transpiration scheint hiedurch für die intercelluläre Transpiration [2]) ein erster erleichternder Schritt getan. Ein Einblick in die weitere Entwicklung der die intercelluläre Transpiration regulierenden inneren Durchlüftungsräume entzieht sich vorläufig noch gänzlich unserer Beurteilung. Jedenfalls ist aber bei dem bisher feuchten Medium, welches auch in diesem Stadium noch sehr feucht gewesen sein mag, die Anwesenheit kleiner Intercellularen sowohl zwischen den Zellen des unter der Epidermis liegenden Gewebes als zwischen Epidermis und diesem Gewebe ohne weiteres anzunehmen, finden sich ja zwischen gewöhnlichen Parenchymzellen ganz allgemein kleine Intercellularen. Durch diese Intercellularen mag ursprünglich die innere Durchlüftung allein besorgt worden sein.

Wie bereits erwähnt, ist in diesem Stadium noch eine assimilierende Tätigkeit der Epidermiszellen anzunehmen. Die bei den höheren Pflanzen ziemlich allgemein durchgeführte Arbeitsteilung, welcher der Epidermis in der Regel bloß die Hauptfunktion eines schützenden oder eventuell auch wasserspeichernden Gewebes zuteilt, kann für dieses Stadium noch nicht angenommen werden. Aber ebensowenig als wir berechtigt sind, jetzt schon von einer Arbeitsteilung zwischen Epidermis und Assimilationsgewebe zu sprechen,

---

[1]) Wenn Westermaier in seiner Polemik gegen diese seinerzeit schon von Haberlandt (l. c. p. 475 Fußn. 1) lakonisch geäußerte phylogenetisch ganz selbstverständliche Behauptung die Ontogenie der Stomata der höheren Pflanzen ins Treffen führt, so ist dem zu entgegnen, daß die Entwicklungsgeschichte des hoch entwickelten Spaltöffnungsapparates der höheren Pflanzen mit ihren zahlreichen sekundären Vorgängen niemals ein Kriterium für die phylogenetische Entwicklung dieses Apparates abgeben kann (vgl. Westermaier in Flora 1887 p. 16).

[2]) Vgl. Wiesner, Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akademie XCVI 1887 p. 182 ff.

ebenso, ja noch viel weniger sind wir berechtigt anzunehmen, daß die erwähnten Intercellularräume nur zwischen zwei von den übrigen getrennten Epidermiszellen aufgetreten seien. Die Beschränkung des aktiven Teiles des Spaltöffnungsapparates auf zwei von den übrigen Epidermiszellen abweichende Schließzellen stellt ein relativ spätes und hohes Entwicklungsprodukt dar. Zur Zeit der ersten Entwicklungsanfänge des Spaltöffnungsapparates traten die trennenden Intercellularräume jedenfalls zwischen beliebig vielen unmittelbar aneinander grenzenden Epidermiszellen auf. Das uns gegenwärtig nach langer phylogenetischer Entwicklung fertig vorliegende zweizellige Stoma hat sich als funktionstüchtiges Modell bewährt, bei dem die Pflanzenwelt stehen geblieben ist und über das sie auch nicht hinauszugehen brauchte, weil es sich als ausgezeichnet leistungsfähig erwiesen hat.

Dem Gesagten zufolge haben wir als ältesten Schritt zur Bildung des Spaltöffnungsapparates das Auftreten von zwischen beliebig vielen, unmittelbar aneinander grenzenden Epidermiszellen eingeschalteten und diese zunächst nicht vollständig trennenden Intercellularräumen aufzufassen.

Die Funktion der Assimilation mag den Epidermiszellen noch lange erhalten geblieben sein, sichert sie ja auch für die eventuelle rudimentäre Verschlußfähigkeit der durch die Intercellularräume voneinander getrennten „Urschließzellen" die Bildung osmotisch wirksamer Substanzen und dadurch eine gewisse gesteigerte Empfänglichkeit für die Feuchtigkeitsschwankungen des neuen Lebensmediums der atmosphärischen Luft. Die weitere Differenzierung der Sporophyten hatte schon aus physiologischen Gründen eine gesteigerte Entwicklung des Assimilationssystemes und damit eine entsprechende Ausgestaltung des inneren Durchlüftungssystemes zur notwendigen Voraussetzung; muß doch der Sporophyt auch die ungeschlechtlich erzeugten Sporen für die Erhaltung der Art liefern. Diese Förderung des inneren Intercellularsystemes mußte notwendig die topographische Verteilung der zwischen den Epidermiszellen auftretenden Intercellularen in Mitleidenschaft ziehen. Während es früher ziemlich belanglos war, wo dieselben auftraten, erweist sich jetzt schon eine dem Anschlusse an diese inneren Lufträume folgende topographische Verteilung derselben als vorteilhaft, eine regellose Verteilung als weniger praktisch. Konnte früher von einer Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis strenggenommen überhaupt noch nicht die Rede sein, so war hier die erste physiologische Veranlassung hiezu. Der erste Schritt einer Arbeitsteilung in der Epidermis, einer der

nächsten Schritte in der Geschichte des Spaltöffnungsapparates dürfte der topographische Anschluß der Oberhautsporen an innere Durchlüftungsräume gewesen sein.

Schon zu dieser Zeit mag die Trennung der Epidermiszellen gelegentlich weiter gediehen sein und bis zu einer vollständigen Kommunikation zwischen dem äußeren umgebenden Medium und den mehr oder weniger entwickelten inneren Intercellularräumen geführt haben. Im Querschnitte dürften die an die Spalte grenzenden Epidermiszellen von gewöhnlichen Epidermiszellen noch nicht abgewichen sein. Eine regelrechte Verschlußfähigkeit war in diesem Stadium nicht möglich.

Ich habe bis jetzt bloß graue Schreibtischtheorie vorgetragen. Es frägt sich nun, ob die im vorhergehenden theoretisch postulierten phylogenetischen Entwicklungsstadien des Spaltöffnungsapparates oder wenigstens das eine oder andere derselben unter den rezenten Bryophyten sich bis auf die Gegenwart erhalten haben.

Dies ist tatsächlich der Fall. Was nun zunächst die teilweise bis vollständige Trennung der Epidermiszellen ohne Bildung einer Atemhöhle anbelangt, so finden wir den ersten Fall bei der Familie der *Sphagnaceen* verwirklicht. Diese Familie ist tatsächlich auch bis heute noch nicht über ein phylogenetisch ursprüngliches Stadium hinaus gekommen. Wie bereits oben erwähnt (p. 41) zeigen den Untersuchungen Schimpers, Haberlandts und Nawaschins zufolge (vgl. die oben p. 33—34 zitierte Literatur) die Stomata der daraufhin untersuchten Torfmose kurz folgenden Bau. Sie sind zweizellig, beide Schließzellen doppelt bis dreimal so hoch als breit und nach unten zu verschmälert. Ihre Außenwände sind dünner als jene der übrigen Epidermiszellen. Seitlich sind sie bis zur Hälfte oder zu zwei Drittel, auch sogar darüber getrennt, im untersten Drittel dagegen normal verwachsen. Demgemäß kommt es hier niemals zur Ausbildung einer eigentlichen Spalte. Ebenso fehlt jede Andeutung einer Atemhöhle (vgl. Abb. 1). Haberlandt, dem wir die erste genaue Untersuchung derselben verdanken, hat mit großem Nachdrucke die An-

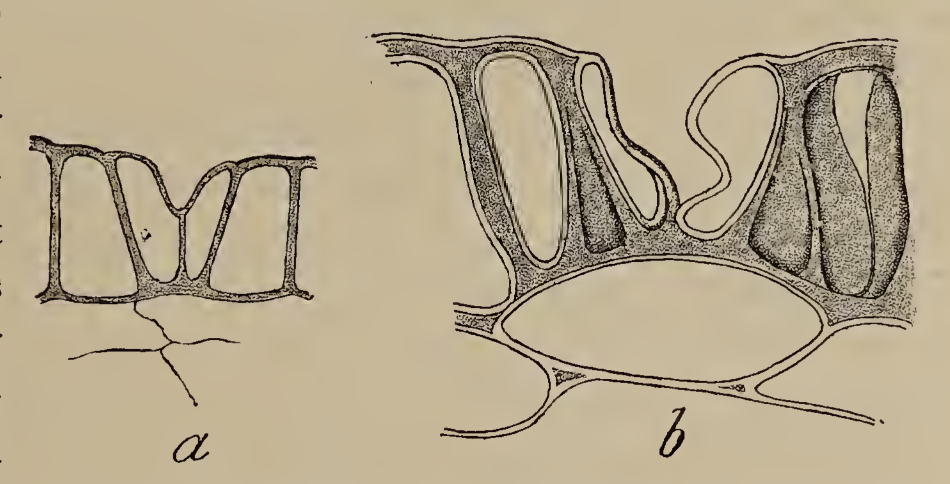


Abb. 1. Spaltöffnungen von *Sphagnum* im Querschnitte. a) *Sph. cymbifolium* (nach Haberlandt). b) *Sph. squarrosum* (nach Nawaschin).

nahme verfochten, daß es sich hier nicht um rudimentäre, sondern um reduzierte Spaltöffnungen handle, und das Fehlen eines Zentralstranges, Assimilationssystemes und Luftraumes als Bestätigung derselben angeführt. Trotzdem glaube ich, daß es sich im vorliegenden Falle gerade um rudimentäre Stomata handelt und zwar mit einer gewissen Einschränkung. Denn die Zweizelligkeit des Apparates stellt bereits eine weitgehende Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis dar. Es ist allerdings eine bekannte Tatsache, daß bei Einstellung der Assimilationstätigkeit das Assimilationssystem dem Spaltöffnungsapparate in der Reduktion zeitlich vorauseilt und glaube ich diese Tatsache oben auch im einzelnen begründet zu haben (vgl. p. 47—53). Aber in allen mir bekannten sehr zahlreichen Fällen war fast regelmäßig die Atemhöhle entweder normal oder wenigstens teilweise noch erhalten, während sich hier nicht die geringste Spur einer solchen findet. Weiters müßten analog mit den zahlreichen ähnlichen derartigen Fällen verschiedene Rückbildungsstadien des Apparates anzutreffen sein, was auch nicht der Fall ist. Schließlich fehlt uns meines Wissen wenigsstens jeder Anhaltspunkt zur Annahme, daß der Sporophyt von *Sphagnum* in seiner letzten Vergangenheit eine reichere Entwicklung aufzuweisen hatte. Dagegen spricht ein vergleichender Überblick über die Gesamtorganisation dieser Gattung viel eher für die Annahme, daß dieselbe auf einer ursprünglicheren Stufe des Apparates stehen bleiben konnte und zwar aus folgenden Gründen. Wie die Blattanatomie und Ampullenbildung zeigen, handelt es sich um Pflanzen, welche, ich möchte sagen, mit einer gewissen Ängstlichkeit sich das ihnen irgendwie zugängliche flüssige Wasser in möglichst großer Menge zu erhalten trachten, ein Bestreben, das auch mit den feuchten Standortsverhältnissen derselben in vollem Einklange steht. Weiters entspricht das Entgegenkommen des Gametophyten dem Sporophyten gegenüber, welches sich in der Ausbildung des Pseudopodiums ausspricht ebenfalls für eine geringere selbständige Entwicklungsfähigkeit des letzteren. Denn wenn auch zweifellos das Bestreben vorliegt, das die auf die Verbreitung durch den Wind angewiesenen Sporen enthaltende Sporogon aus dem Bereiche des Wassers in die Luftregion emporzuheben, so hätte dieser Zweck wie bei den höheren *Muscineen* eben durch Bildung einer dem Sporophyten angehörigen Seta erzielt werden können, was der letztere hier nicht zu können scheint. Bei den feuchten Existenzbedingungen unter denen die Torfmoose vegetieren, erscheint es begreiflich, daß der Sporophyt mit einem auf einer ursprünglichen Stufe stehenden Spaltöffnungsapparate als Transpirationsregulator sein Auskommen finden

konnte. Die Zweizelligkeit des Apparates wurde hiebei noch vor Trennung der „Urschließzellen“ erworben. Sekundär mag die Pflanze diesen Apparat, wie neuerdings Nawaschin behauptete, in den Dienst der Sporenausstreuung gestellt haben, eine bloß zu diesem Zwecke erworbene Neuerwerbung stellt er aber meines Erachtens nicht dar. Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei hier ausdrücklich betont, daß ich mit der Auffassung des Spaltöffnungsapparates von *Sphagnum* als eines ursprünglichen Zustandes keineswegs dasselbe von der systematischen Stellung der Familie gesagt haben wollte. Denn die Ausbildung des ersteren und phylogenetische Entwicklung der Familie als solche sind Vorgänge, die selbstverständlich nicht miteinander parallel zu verlaufen brauchen, jedenfalls keine zu weitgehende Parallelisierung erlauben, da die Anpassung hier eine wichtige Rolle spielt. Weiters sei erwähnt, daß ich die *Sphagnaceen* nur deshalb hier angeführt habe, weil der Verwachsungsgrad der „Schließzellen“ den oben theoretisch postulierten ursprünglichen Zustand zeigte; aber die Zweizahl der am Apparate beteiligten Zellen stellt unstreitig ein späteres Stadium dar.

Alles in allem können wir meines Erachtens bei Berücksichtigung des Gesamtbaues und der relativen Entwicklung beider Generationen der *Sphagnaceen* behaupten, daß der Spaltöffnungsapparat derselben wahrscheinlich keinen reduzierten, sondern einen auf einem ursprünglichen Zustand stehen gebliebenen Apparat darstellt.

Ein zweiter Fall, wo ein ursprüngliches Entwicklungsstadium des Spaltöffnungsapparates sich bis auf den heutigen Tag erhalten hat, betrifft die Gattung *Anthoceros*. Wie Leitgeb abbildet (Unters. über d. Leberm. V. 1879 Taf. I fig. 12) kommen auch an dem Sporogon von *Anthoceros*, dessen Stomata, wie wir später sehen werden, den Höhepunkt der Organisation im Gesamtbereich der *Bryophyten* repräsentieren, noch gelegentlich Stomata vor, bei denen der die beiden Schließzellen trennende Intercellularraum durch eine supepidermale Zelle abgeschlossen wird, also eine eigen Atemhöhle fehlt. Wenn es sich auch hier nur um einen Ausnahmezustand handelt, so folgt daraus doch, daß die dem normalen Apparate der höheren Pflanzen als integrierender Bestandteil angehörige Atemhöhle in der Anlage desselben noch nicht so hochgradig erblich fixiert ist, daß sie regelmäßig auftritt.

Die Gattung *Anthoceros* ist aber auch noch nach einer anderen Richtung hin interessant. Den Angaben Leitgebs zufolge (l. c. p. 14) decken sich die der Bildung der Spaltöffnung auf dem Thallus vorangehenden Zellteilungen vollkommen mit denen der übrigen Epidermis-

zellen, in denen später keine Spaltenbildung eintritt. Daß diese Spalten später Schleim sezernieren, dürfte eine sekundäre Funktion derselben sein.[1]) Es fehlt hier tatsächlich rücksichtlich der Disposition zur Anlage von Spalten noch jede Arbeitsteilung zwischen den Epidermiszellen, ein Zustand, der oben als einer der ursprünglichsten theoretisch postuliert wurde.

Daß die in den beiden erwähnten Fällen repräsentierten ursprünglichen Stadien gegenwärtig im allgemeinen nur selten zu finden sind, ist wohl selbstverständlich. Denn ein derartiger, physiologisch sehr wenig leistungsfähiger Apparat ist nur bei einem Organismus möglich, der rücksichtlich der Regulierung der Transpiration nur sehr niedrig gestellte Ansprüche besitzt. Nur in einem solchen Falle konnte sich ein derartiges ursprüngliches Stadium bis heute noch erhalten.

Die eben angeführten Fälle bezogen sich in erster Linie auf die Erstreckung des die „Schließzellen" trennenden Intercellularraumes und die Ausbildung einer Atemhöhle. Wie oben angegeben, wurde als weiteres Prognostikum für eine sehr ursprüngliche Organisationshöhe des Spaltöffnungsapparates die Heranziehung einer größeren Anzahl gleichwertiger Epidermiszellen zur Dienstleistung desselben bezeichnet, ein Zustand, der eben noch keine weitgehende diesbezügliche Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis voraussetzt. Es frägt sich nun, ob auch dieser Zustand noch heute im Bereiche der *Bryophyten* vertreten ist. Ein vergleichender Überblick über die Variationsweite der Laubmoosstomata zeigt tatsächlich, daß selbst Formen, welche nicht nur ihrer gesamten Organisationshöhe nach relativ hoch entwickelt sind, sondern deren Stomata führende Sporogonepidermis auch sonst eine weitgehende Arbeitsteilung aufweist, auch heute gar nicht selten in diesen ursprünglichen Zustand zurücksinken.

In diesem Sinne sind die von Schimper und Haberlandt beschriebenen Vierlingsspaltöffnungen zu verstehen, welche ersterer bei *Polytrichum commune*, letzterer bei *P. juniperinum* fand (vgl. Abb. 2 Fig. 1—2). Hier teilen sich vier Schließzellen in den Besitz einer großen Spalte, welche durch Zusammenfließen der Spalten zwischen je zweien derselben entstand (vgl. Abb. 2 Fig. 1). Ein noch ursprünglicheres Stadium stellt der von Bünger für dieselbe Art abgebildete Fall einer Vierlingsspaltöffnung dar, wo tatsächlich noch vier kreuzweise gestellte Spalten zwischen vier Epidermiszellen

---

[1]) Vgl. Leitgeb, l. c. Taf. I fig. 14, 24, sowie die in dessen Schrift: Die Nostockolonien am Thallus der Anthoceroteen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. LXXVII 1878 gegebenen Abbildungen; Campbell l. c. p. 119.

auftreten (vgl. Abb. 2 Fig. 2). Weiters gehören hieher der Fall einer weitergehenden Teilung einer der beiden Schließzellen, welchen Haberlandt

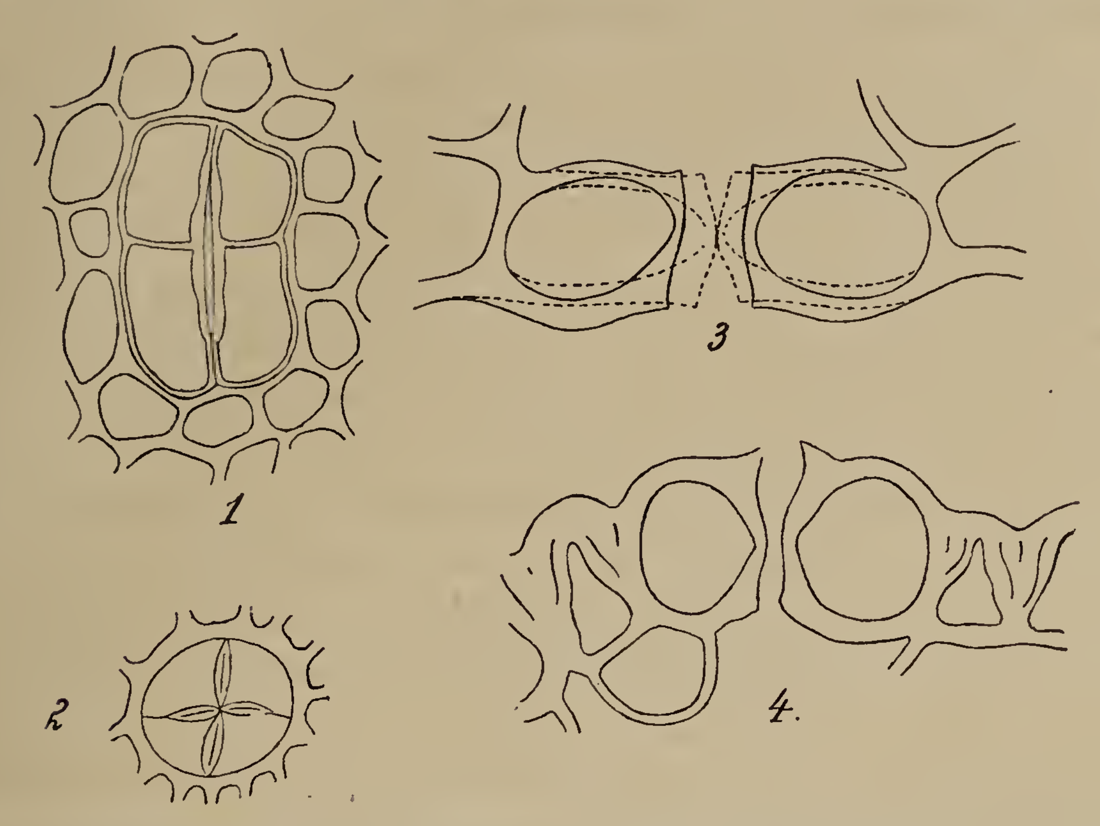


Abb. 2. Spaltöffnungen von *Bryophyten*. 1. Vierlingsspaltöffnung von *Polytrichum juniperinum* (nach Haberlandt). 2. Desgleichen (nach Bünger). 3. Querschnitt durch die Spaltöffnung von *Hypnum cuspidatum* (nach Bünger). 4. Desgleichen von *Anthoceros punctatus* (nach Copeland).

für *Mnium cuspidatum* nachwies. Die eine Schließzelle teilt sich durch zwei Wände in drei verschieden große, assymmetrische Zellen, wodurch der ganze Apparat vierzellig wird (l. c. fig. 5). Handelte es sich in den erwähnten Fällen um mehrere, zwischen mehr als zwei Zellen auftretende Intercellularräume, so finden sich in anderen Fällen wieder bloß die Zellteilungen, ohne daß es zur Bildung von Spalten kommt. Dies konnte Bünger für *Brachythecium rutabulum* nachweisen, wo drei- bis vierzellige Stomata zur Entwicklung gelangen. Wie wenig noch die Schließzellennatur bew. der Abstand derselben von der gewöhnlichen Epidermiszelle erblich induziert ist, zeigen die von Bünger für die soeben erwähnte Art beobachteten weiteren Fälle, wo eine Schließzelle normal ausgebildet war, die andere jedoch sich in nichts von einer gewöhnlichen Epidermiszelle unterschied (l. c. p. 226). Ein weiterer hieher gehöriger, sehr instruktiver Fall betrifft das von Haberlandt genau untersuchte *Mnium cuspidatum*. Während die normalen Stomata dieser Art durch die, wenn auch schwach, aber immerhin deutlich entwickelten Verdickungsleisten ausgezeichnet sind, treten außer diesen „sehr häufig auch rückgebildete Stomata von sehr verschiedener Ausbildung auf. Im einfachsten Falle sind die Schließzellen zwar ziemlich normal gebaut, allein auch im ange-

schnittenen, turgorlosen Zustande ebenso hoch als breit und durch eine beträchtliche Spalte voneinander geschieden. Die letztere kann hier demnach nicht einmal mehr verengert werden. Auffälliger sind schon jene Stomata, deren Schließzellen ansehnlicher höher als breit sind, keine Cuticularleisten besitzen und deren Bauchwände sich eingestülpt haben. Daran schließen sich einzelne Stomata, die bis zur Teilung der Mutterzelle gelangt sind. Die Scheidewand bleibt aber ungespalten und verdickt sich beträchtlich. Endlich kommt es auch vor, daß die Mutterzelle gar nicht geteilt wird" (l. c. p. 472—473). Diese Fälle sind deshalb sehr interessant, weil sie zeigen, daß selbst relativ hoch organisierte Spaltöffnungen, welche, wie die starke Einsenkung zeigt, bereits ausgezeichnete Anpassungen an das Landleben zeigen, sehr häufig immer wieder in den ursprünglichen Zustand gewöhnlicher Epidermiszellen zurückschlagen, ein glänzender Beweis für die relativ geringe erbliche Fixierung ihrer eigentlichen Schließzellennatur.

Daß *Muscineen* mit sonst relativ hochorganisiertem, durch einen bestimmten Bewegungsmechanismus ausgezeichnetem Apparate in dem Grad der erblichen Fixierung der Qualität desselben noch auf einer sehr ursprünglichen Stufe stehen, zeigt die Familie der *Polytrichaceen*, deren Kapsel, wie schon Schimper beobachtete und später Haberlandt bestätigen konnte, häufig dreierlei Spaltöffnungen besitzt. „1. Normal zweizellige; 2. solche mit fusionierten Schließzellen; 3. solche mit geteilten Schließzellen. Die sub 2 genannten Spaltöffnungen schließen sich in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht ganz jenen der *Funaria*kapsel an; bei den sub 3 erwähnten hat sich jede der beiden getrennt bleibenden Schließzellen in ihrer Mitte durch eine ziemlich zart bleibende Querwand geteilt, so daß der ganze Apparat eigentlich vierzellig ist" (l. c. p. 465). Ich kann die eben zitierten Angaben auf Grund eigener Nachuntersuchung bei *Polytrichum commune* und *P. juniperinum* nur vollauf bestätigen.

Wir haben die ersten Anfänge des Spaltöffnungsapparates in jenem Stadium verlassen, wo es zwar schon zur Ausbildung trennender Intercellularräume und eventuell zur gruppenweisen Vereinigung der durch Spalten getrennten Epidermiszellen, aber noch nicht zur Fixierung der Zweizahl der Schließzellen gekommen war. Je größer die Anzahl der durch Spalten voneinander getrennten und unmittelbar aneinander grenzenden Zellen ist, um so komplizierter und richtungsloser wird selbstverständlich bei Beweglichkeit derselben deren Kräftespiel, um so weniger erscheint hiebei ein prompter Mechanismus gesichert. Die immer weitergehende Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis wird

bald zu einer Beschränkung der den Apparat konstruierenden aktiven Zellen, zunächst vielleicht auf drei, dann auf die Zweizahl geführt haben. Die Dreizahl, beziehungsweise die eventuelle Teilung einer der beiden Schließzellen, mag sich noch längere Zeit erhalten haben, wobei die Ausbildung einer Teilungswand der einen Schließzelle dem Bewegungsmechanismus nicht hinderlich zu sein braucht.

Wenn auch der Apparat bereits bei der Zweizahl der Schließzellen angelangt war, so waren die letzteren ursprünglich wohl sicher von gewöhnlichen Epidermiszellen nur wenig oder gar nicht verschieden. Unterscheiden sie sich gegenwärtig ja selbst bei hochstehenden *Muscineen* mit deutlichem Bewegungsmechanismus, wie ihre Querschnittsansicht zeigt, häufig kaum nennenswert von ihnen. Wir haben ein Stadium vor uns, welches sich, wie oben erwähnt, sehr häufig bei *Mnium cuspidatum* neben dem normalen Apparate findet. Bald nach der Erwerbung des zweizelligen Apparates dürfte die Entwicklung der Beweglichkeit der Schließzelle unter Anschluß an die subepidermalen Durchlüftungs- räume ihren Anschluß genommen haben. Auch die assimilatorisch selbständige Entwicklung des Sporophyten war jedenfalls bis zu einem höheren Grade gediehen, welche entsprechende innere Durchlüftungsräume erheischte.

Die Art der Entwicklung der Beweglichkeit der Schließzellen bereitet einer phylogenetischen Betrachtung um so weniger Schwierigkeiten, als die physiologisch einfacher gebauten *Muscineen*typen, wie aus den schönen Untersuchungen Büngers hervorgeht, auch heute noch auf einer Stufe stehen, welche ohne weiteres auch bei beliebigen, zwischen einem Spalt voneinander getrennten Epidermiszellen möglich ist. Wie Bünger gezeigt hat, beruht in diesen Fällen der Öffnungs- und Schließmechanismus im wesentlichen bloß auf einer durch Turgorschwankungen bedingten Auswölbung beziehungsweise einem Zurücksinken der Außen- und Innenwände (vgl. Abb. 2 Fig. 3). „Der Druck wirkt nach allen Seiten hin gleichmäßig auf eine Abrundung des Lumens" (Bünger l. c. p. 258 und p. 261). Zu diesem Bewegungsmechanismus sind auch gewöhnliche, bloß in der Querschnittsansicht etwas gestreckte Epidermiszellen befähigt, ohne daß hiezu die Ausbildung eigener Cuticularleisten notwendig wäre. Wenn auch in diesem Stadium der Verschluß des Apparates nicht vollkommen ausreichend ist, so haben wir doch bereits eine einfache Form einer durch Beweglichkeit der Schließzellen bedingten Regulation der Luftbewegung. Tatsache ist, daß auch heute noch manche *Muscineen* nicht viel über dieses Stadium hinausgekommen sind (z. B. *Polytrichum gracile*, Bünger l. c. fig. 1).

Der letzte Schritt, welcher von dem eben charakterisierten Stadium aus noch zu machen war, um zu dem Typus zu gelangen, der, heute für die meisten *Muscineen* charakteristisch, oben als „*Muscineen*typus" zusammengefaßt wurde, betrifft das Auftreten von, wenn auch nur schwach angedeuteten Cuticularleisten und eventuell einer entsprechenden Regulierung der Membrandicke der Schließzellen. Hier sei gleich vorgreifend bemerkt, daß dieser Schritt um so kürzer war, als selbst die bezüglich ihrer Stomata zu höchst stehenden Laubmoose in der Ausbildung der Cuticularleisten gegenwärtig noch auf einer sehr ursprünglichen Stufe stehen. In zahlreichen Fällen kann von diesen überhaupt kaum die Rede sein, da es sich hiebei bloß um eine cuticulare Bekleidung der Schließzellen handelt (*Orthotrichum anomalum*, Bünger l. c. fig. 9, *O. affine*, fig. 11, *Grimmia pulvinata*, fig. 13 usw. vgl. überdies Abb. 2 Fig. 3). Dieses Stadium dürfte wohl verhältnismäßig rasch erworben worden sein; denn es ist eine allbekannte Erscheinung, daß an die äußere Atmosphäre oder an innere Durchführungsräume grenzende Zellmembranteile sich häufig mit einer Cuticula überziehen. Diese braucht bloß an der Außen- und Innenkante schwach verstärkt zu werden, und wir haben die Cuticularleisten vor uns. Wie bereits erwähnt, sind dieselben selbst bei den höchst organisierten *Muscineen*spaltöffnungen nur schwach entwickelt. Sogar von dem diesbezüglich einen Höhepunkt darstellenden Spaltöffnungen von *Mnium cuspidatum*, sagt Haberlandt, dem wir die erste sorgfältige Untersuchung desselben verdanken, daß sie uns als Beispiel dienen können, „wie sich die Pflanze Schließzellen bildet, die bei verhältnismäßig geringen Abweichungen vom Bau gewöhnlicher Epidermiszellen trotzdem funktionsfähig sind. Dieselben gewähren uns einen Einblick in die Art und Weise, wie im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung gewöhnliche Epidermiszellen zu Schließzellen geworden sind" (l. c. p. 470). Dieses Urteil aus dem Munde unseres ersten physiologischen Pflanzenanatomen ist gerade in phylogenetischer Beziehung um so beweiskräftiger, als man vom Standpunkte der physiologischen Pflanzenanatomie eher geneigt ist, eine histologische Differenzierung höher einzuschätzen. Damit wäre das über den *Muscineen*typus phylogenetisch Wichtigste gesagt, alle weiteren Anpassungseinrichtungen der *Muscineen*stomata betreffen nicht den Bau der eigentlichen Schließzelle selbst, sondern den Grad der Einsenkung derselben usw.

Die im vorhergehenden für den Spaltöffnungsapparat der *Muscineen* resultierenden phylogenetischen Ergebnisse lassen sich kurz in folgendem zusammenfassen:

In vollem Einklange mit der v. Wettsteinschen

Kausalerklärung des Generationswechsels ist bloß der Sporophyt der *Muscineen* durch den Besitz echter Stomata charakterisiert als diejenige Generation, welche durch ihre Emanzipation vom Wasserleben und Anpassung an das Landleben in erster Linie eines Transspirationsregulators dringend bedurfte und auf Grund ihrer diesbezüglichen Vergangenheit auch hiezu befähigt war. Der Entwicklung und Organisationshöhe dieser Generation entsprechend, welche in ihrem Gesamtbau auf einer ursprünglichen Stufe ihrer vegetativen Angliederung stehen geblieben ist, erscheint auch der Spaltöffnungsapparat derseben selbst auf dem Höhepunkte seines histologischen Baues noch auf einer sehr ursprünglichen Stufe. Die als phylogenetisch ältesten Entwicklungsetappen dieses Apparates theoretisch zu postulierenden Stadien haben sich tatsächlich in einigen Fällen, begünstigt durch die Art der speziellen Lebensweise, bis auf den heutigen Tag erhalten. Als letzte Reminiszenz an die ursprünglich geringe Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis, welche sich in dem regellosen Auftreten von Intercellularräumen zwischen beliebigen Epidermiszellen bzw. der Heranziehung einer größeren Zellenanzahl zur Dienstleistung am Apparate aussprach, hat sich bis gegenwärtig bei den Vertretern der verschiedensten *Muscineen*familien noch die Tendenz erhalten, mehr als zweizellige, durch mehr als eine Spalte getrennte Stomata zu bilden. Diese Tatsache ist der klare Ausdruck der geringen erblichen Fixierung der den normalen zweizelligen Spaltöffnungsapparat bedingenden Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis des Sporophyten, welche mit der auch sonst geringen Gesamtentwicklung und physiologischen Selbständigkeit desselben in vollem Einklange steht.

Lebermoose.

Innerhalb dieses Formenkreises zeigen sowohl die *Ricciaceen* [1]) als die infolge sekundärer Anpassung innerlich hochorganisierten und sehr stark abgeleiteten *Marchantiaceen* in den bekannten „Atem-

---

[1]) Vgl. Kny, Über Bau u. Entwicklung der Riccien, Pringsh. Jahrb. V 1866—67 p. 364 ff.; Leitgeb, Untersuch. über d. Lebermoose IV. Heft. Die Riccien 1879; Campbell, Mosses and Ferns 1895 p. 27.

öffnungen"[1]) Einrichtungen zur Regulierung der Transpiration. Dieselben sind in doppelter Hinsicht phylogenetisch interessant. Zunächst verdient hervorgehoben zu werden, daß es sich, wie ihr Gesamtbau ergibt, überhaupt um keine Stomata handelt, sondern bloß um Versuche des Gametophyten, diesen physiologisch annähernd gleichwertige Organe zu schaffen. Wie bereits oben erwähnt, ist die geschlechtliche Generation der *Bryophyten* nicht imstande, echte Stomata zu bilden, auch dann nicht, wenn sie ein Landleben führt. Diese Tatsache kann gerade in phylogenetischer Beziehung nicht hoch genug veranschlagt werden. Hat es der Sporophyt, wie wir gesehen haben, im Bau echter Stomata nur zu einem sehr ursprünglichen Stadium gebracht, obwohl sein ausschließliches Landleben phylogenetisch weiter zurückreicht, so steckt dem Gametophyten seine aquatile Vergangenheit sozusagen noch viel zu sehr im Blute, um sich eine Einrichtung zu leisten, welche schon eine längere terrestrische Vergangenheit voraussetzt.

Ich möchte hier nicht auf eine ausführliche Beschreibung aller jener histologischen Einrichtungen eingehen, welche die Atemöffnungen der *Ricciaceen* und *Marchantiaceen* betreffen und hierauf um so eher verzichten, als sie im wesentlichen allgemein bekannt sind. Derjenige, der sich diesbezüglich näher orientieren will, sei auf die sub Fußnote 1 dieser und der vorigen Seite zitierte Literatur verwiesen. Hier will ich bloß dasjenige hervorheben, was in zahlreichen einschlägigen Abhandlungen gerade in phylogenetischer Beziehung meist nicht betont ist und für unsere Beweisführung besonders in die Wagschale fällt.

Zunächst spricht schon die Tatsache, daß es der Gametophyt der *Marchantiales* überhaupt zur Ausbildung die Transpiration regulierender Einrichtungen gebracht hat, deutlich dafür, daß das Landleben desselben phylogenetisch weiter zurückreicht, kurz daß wir es

---

[1]) Vgl. Mirbel, Recherch. anatom. et physiolog. s. l. Marchantia polymorpha. Mém. de l'acad. d. sc. de l'Inst. d. France 1835; Leitgeb, Die Atemöffnungen der Marchantiaceen, Sitzungsber. der Wiener Akademie 1880; Entwickl. d. Spaltöffn. d. Marchantiaceen in Tagbl. d. 45. Naturforscherversamml. z. Leipzig u. Bot. Zeit. 1872; Untersuch. über die Lebermoose VI. Helft. Die Marchantien 1881; Voigt, Beitr. z. vergleich. Anat. d. Marchantiac. Bot. Zeit. 1879; Pfeffer, Studien über Symmetrie u. spezif. Wachstumsursachen, Arb. d. botan. Instit. Würzburg, I 1874; Goebel, Zur vergleich. Anatomie d. Marchantiaceen daselbst II 1880; Karsten, Beiträge z. Kenntnis v. Fegatella conica, Bot. Zeit. 1887; Frank, Lehrb. d. Botanik I 1893 p. 169; Campbell, l. c.; Schiffner in Engler-Prantl's Nat. Pflanzenfam. I 3 1895 p. 17; Kamerling, Zur Biologie u. Physiologie der Marchantiaceen, Flora 1897, Ergänzungsband; Strasburger, Botan. Praktikum IV. Aufl. 1902 p. 336 ff.; Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904 p. 414—415.

hier mit abgeleiteten Formen zu tun haben. Ein vergleichender Überblick über die zahlreichen Versuche des Gametophyten, einen derartigen Regulator zu bilden, zeigt immer zwei allen diesen Apparaten eigentümliche Charakterzüge. Vor allem die Heranziehung einer großen Anzahl von Epidermiszellen zur Dienstleistung am Apparate beziehungsweise zur Anteilnahme an einem einzigen Intercellularraum der Epidermis. Den oben für die Laubmoose gegebenen Ausführungen zufolge stellt dieser Zustand ein ursprüngliches Stadium der Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis dar. Ein weiterer gemeinsamer Zug ist die namentlich bei den *Marchantiaceen* im Verhältnis zur hochgradigen Komplikation im Bau der Atemöffnungen sehr geringe Leistungsfähigkeit derselben.

Die hohe Komplikation derselben spricht sich im Gesamtbau der tonnenförmigen Zellenetagen mit ihren Nebeneinrichtungen aus, an deren Aufbau sich beispielsweise bei *Marchantia polymorpha* vier aus je vier Zellen bestehende Zellringe, bei *Fegatella conica* dagegen fünf bis sechs, aus einer wechselnden Zahl von Zellen bestehende Ringe beteiligen. Dazu kommt noch die Umwandlung des innersten Zellringes in einen eigentlichen Schließring („anneau obturateur" nach Mirbel l. c.) sowie die Ausbildung eines die äußere Öffnung begrenzenden fein ausgezogenen Membransaumes (vgl. Kamerling l. c. Taf. III fig. 22, Haberlandt l. c. p. 414 fig. 173—174, p. 415 fig. 175). In manchen Fällen sind auch die unmittelbar unter der Atemöffnung gelegenen Zellen entsprechend modifiziert, so bei *Fegatella conica*, wo dieselben in farblose, schnabelartige Fortsätze ausgezogen sind, welche Kamerling als „Verdunstungsapparat" deutet (l. c. p. 45 ff.).

Die geringe Leistungsfähigkeit dieser Apparate geht aus folgendem hevor. In der Regel sind die Atemöffnungen überhaupt nicht verschließbar. Bloß bei einigen Arten kann nach den neuesten Untersuchungen Kamerlings eine Verengerung *(Fimbriaria Stahliana)* beziehungsweise ein vollstädiger Verschluß des innersten als Schließring bezeichneten Zellringes erfolgen.

In den eben mitgeteilten Fällen ist die erwähnte geringe Leistungsfähigkeit der Atemöffnungen biologisch nicht nur verständlich, sondern die Pflanze konnte auch mit derselben ihr Auskommen finden, weil es sich hier meist um Pflanzen sehr feuchter Standorte handelt. Doch selbst die mehr xerophytisch vegetierenden Vertreter dieses Verwandtschaftskreises (vgl. Kamerling l. c. Abschn. VI. Die biologischen Typen der *Marchantiales* p. 63 II xerophyter Typus), wie *Targionia hypophylla* (l. c. Taf. III. fig. 24) zeigen denselben Bau, welcher selbst den einfacheren xerophytisch gebauten echten Stomata der Laubmoose gegenüber

physiologisch einen sehr unvollkommenen Apparat darstellt. Selbst die nach dieser Richtung in einigen ihrer Vertreter einen Höhepunkt bedeutende Gattung *Plagiochasma* hat es in der Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis noch nicht zu einem zweizelligen Stoma gebracht, obwohl die sonstigen Einrichtungen ihrer Atemöffnung schon eine starke Vereinfachung der Komplikation von *Marchantia* oder *Fegatella* zeigen (vgl. Leitgeb, Untersuch. über d. Lebermoose VI. Heft Taf. I fig. 2, Kamerling l. c. Taf. III fig. 21).

Dem Gesagten zufolge stellen die Atemöffnungen der *Marchantiales* die echten Stomata physiologisch ersetzende Apparate dar, deren mit einem großen Aufwande an Zellmaterial erreichte Komplikation mit der Komplikation des Gesamtbaues dieser stark abgeleiteten Gruppe in vollem Einklange steht, deren geringe physiologische Leistungsfähigkeit teilweise in den Lebensverhältnissen dieses Formenkreises begründet erscheint, der Hauptsache nach jedoch in der Unfähigkeit des Gametophyten echte Stomata zu bilden. Diese Unfähigkeit des Gametophyten, den im zweizelligen Spaltöffnungsapparat des *Muscineen*sporogons bereits erreichten Höhepunkt der Arbeitsteilung innerhalb der Epidermis zu erreichen, entspricht der v. Wettsteinschen Erklärung des Generationswechsels gemäß der langen aquatilen und viel kürzeren terrestrischen Vergangenheit des Gametophyten.

Im Gesamtbereiche der Lebermoose hat es bloß die Familie der *Anthocerothaceen* bei starker Reduktion des Gametophyten zu einer ausgesprochenen höheren Organisation des Sporophyten gebracht. Da beides die Gesamtentwicklung der Archegoniaten überhaupt charakterisiert, ist diese Familie, wie zuerst Schiffner und v. Wettstein[1]) mit Recht betont haben, als die höchst stehende Gruppe der Hepaticae zu betrachten. Eine weitere Bestätigung erfährt die Auffassung durch die von Lühne näher studierten verwandtschaftlichen Beziehungen der *Anthocerotaceen* zu den *Hymenophyllaceen*. Bei der hohen Entwicklung des Sporophyten, der „Luftgeneration" im Sinne v. Wettsteins stand zu erwarten, daß auch die Organisation der Ausgänge

[1]) Vgl. Schiffner in Engler-Prantls Nat. Pflanzenfam. I 3 p. 7 u. 139; v. Wettstein, Handbuch d. system. Botanik II 1 1903 p. 49; Lindberg l. c.; Lühne, Das Sporogon von Anthoceros u. dessen Homologien mit dem Sorus der Farne. Sitzungsber. d. deutschen naturwiss.-medizin. Vereines f. Böhmen „Lotos" 1898 Nr. 1; Matouschek in Botan. Zentralbl. LXXVII 1899 Nr. 5.

des Durchlüftungssystemes wenigstens bei einigen Vertretern der Familie hiemit einigermaßen gleichen Schritt gehalten hat. Tatsächlich besitzt das Sporogon von *Anthoceros* nicht nur echte zweizellige Stomata, sondern der feinere Bau derselben stellt auch den Höhepunkt der Organisation des Spaltöffnungsapparates im Gesamtbereiche der *Bryophyten* dar. Schon die Entwicklung der Stomata, deren von den übrigen langgestreckten Epidermiszellen durch ihre elliptische Form abweichende Mutterzellen frühzeitig angelegt werden, erinnert ganz an die entsprechenden Verhältnisse der höheren Pflanzen. Jede Mutterzelle teilt sich durch eine Längswand, welche der Längsachse der Ellipse entspricht, in zwei Tochterzellen, die Anlagen der beiden Schließzellen, zwischen denen später die Spalte auftritt.[1]) Der erwachsene Apparat zeigt vollends alle charakteristischen histologischen Merkmale desjenigen Typus, der bei den Pteridophyten beginnt und in weiterer Vollendung bei den durch sekundäre Anpassung nicht veränderten Spaltöffnungen der Angiospermen herrschend wurde.[2]) Wie ein Blick auf die Abb. 2 Fig. 4 p. 147 sowie Taf. I fig. 16 zeigt, ist hier bereits nicht nur häufig ein deutlicher Unterschied zwischen dünner Rücken- und dicker Bauchwand nachweisbar, sondern durch die stark entwickelten Vorhof- und Hinterhof-Cuticularleisten erscheint auch die Spalte in die bei den höheren Pflanzen allgemein verbreiteten drei Teile, Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof geteilt. Die Cuticula ist in der Mitte der Bauchwand, also in der Region der Zentralspalte verdünnt und reicht bei dem von mir untersuchten *A. Husnoti Steph.*[3]) nach starker Verdickung als Hinterhofleiste bloß bis zur Ansatzzelle der unterhalb der Schließzellen liegenden subepidermalen Zellen (vgl. Taf. I fig. 16). Weiters verdient hervorgehoben zu werden, daß regelmäßig eine deutliche Atemhöhle in Kommunikation mit den inneren Durchlüftungsräumen zur Ausbildung gelangt.

In physiologischer Beziehung steht dieser Apparat rücksichtlich des Grades seiner Beweglichkeit dem der höheren Pflanzen nach, was bei der allgemeinen Bevorzugung feuchter Standorte seitens dieser Familie für diese keine Gefahr in sich schließt. Anatomisch spricht sich die geringere Beweglichkeit dadurch aus, daß, wie Taf. I fig. 16 zeigt, die Innenwand der Schließzelle nicht frei an die Atemhöhle

---

[1]) Vgl. Campbell l. c. p. 135 u. 136 Fig. 65 A.

[2]) Vgl. v. Wettstein Handbuch l. c. p. 49 Abb. 148 Fig. 4; Copeland l. c. Fig. 34—35.

[3]) Für die Überlassung des wertvollen Materiales bin ich Herrn Prof. Schiffner zu Dank verpflichtet.

grenzt, sondern im größten Teile ihrer Ausdehnung von der unmittelbar darunter liegenden Assimilationszelle begrenzt wird.

Die im vorhergehenden über die *Bryophyten* mitgeteilten allgemeinen Hauptergebnisse lassen sich kurz in folgendem zusammenfassen:

Die Organisation des Spaltöffnungsapparates der *Bryophyten* steht in vollem Einklange mit der Hoffmeisterschen Lehre vom Generationswechsel und ihrer von v. Wettstein gegebenen Kausalerklärung. Im Gesamtbereiche dieses Formenkreises ist der Gametophyt infolge seiner für dessen Organisationsvermögen mit ausschlaggebenden vorherrschenden aquatilen Vergangenheit gänzlich unfähig, die eine lange terrestrische Vergangenheit und dementsprechende Anpassung voraussetzenden echten Stomata höhere Pflanzen zu bilden. Aber auch der im allgemeinen relativ höher entwickelte Sporophyt der Laubmoose hat es nur bis zu einem ursprünglichen Stadium gebracht. Den Höhepunkt der histologischen Differenzierung und entwicklungsgeschichtlichen Anlage dieses Apparates hat der Sporophyt der Gattung *Anthoceros* erreicht, welche auch in der Reduktion des Gametophyten und ausgesprochenen höheren Organisation des Sporophyten die höchste Stufe darstellt. Wenn der Spaltöffnungsapparat von *Anthoceros* auch in physiologischer Beziehung rücksichtlich seiner Beweglichkeit dem der *Pteridophyten* begreiflicherweise nachsteht, stimmt er in seinen ausschlaggebenden histologischen Merkmalen, wie in der Dreiteilung der Spalte durch mächtige Entwicklung der Vor- und Hinterhofleisten und der regelmäßigen Ausbildung einer mit den inneren Durchlüftungsräumen korrespondierenden Atemhöhle mit jenem Typus überein, der bei den *Pteridophyten* überall dort vorherrschend wurde, wo die äußeren Lebensbedingungen keine sekundäre Anpassung erforderten.

Pteridophyta.[1])

Wie wir soeben gesehen haben, hat es bereits der höchst entwickelte Lebermoostypus zu einem Spaltöffnungsapparat gebracht, der

[1]) Wichtigste Literatur: Hildebrand, Über die Entwicklung der Farnkrautspaltöffnungen. Bot. Zeit. 1866; Strasburger, l. c. 1866—67; Hildebrand, Über die

in morphologischer Beziehung dem analogen Apparate der *Pteridophyten* ruhig zur Seite gestellt werden kann. Nur in physiologischer Beziehung und zwar rücksichtlich der Sicherung der Beweglichkeit desselben bedurfte es noch eines kleinen Schrittes nach vorwärts, um jenen diesem auch funktionell gleichzustellen. Und dieser Schritt in der Phylogenie des Spaltöffnungsapparates mußte geschehen; er war um so notwendiger, als die in der Aufwärtsentwicklung der *Pteridophyten* sozusagen auf dem phylogenetischen Arbeitsprogramme stehende reiche Ausgliederung des Sporophyten eine verläßliche Regulation der Transpiration zur Lebensfrage machte. So mußte die reiche vegetative Entfaltung der Luftgeneration im Sinne v. Wettsteins abgesehen von sonstigen anatomischen Anpassungen vor allem auf die Umbildung des Regulators des Gasaustausches nachwirken, der hier zum ersten Male histologisch und physiologisch vollwertig als dasjenige Modell auftritt, welches sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung des Pflanzenreiches bei geringstem Aufwande an Zellenmaterial so glänzend bewährte, daß es bis zu den höchsten Vertretern desselben der herrschende Grundtypus des Spaltöffnungsapparates geblieben ist. Denn alle die zahllosen, in ihrer wissenschaftlichen Bearbeitung eine reiche Spezialliteratur füllenden speziellen Anpassungseinrichtungen dieses adaptiv so plastischen Apparates der verschiedensten Verwandtschaftsreihen sind nichts anderes als durch An-

---

Schwimmblätter von Marsilia und einigen anderen amphibischen Pflanzen. Bot. Zeit. 1870; Luerssen, Über die Spaltöffnungen von Kaulfussia. Bot. Zeit. 1873; Strasburger, Über Azolla. Jena 1873; Kny, Die Entwicklung der Parkeriaceen. Nov. Act. d. Leopold. Carol. Acad. XXXVII 1874; Rauter, Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen von Aneimia und Niphobolus. Mitt. d. naturw. Vereines für Steiermark I 1870; De Bary, l. c. 1877; Potonié, Über die Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungssystem und dem Skelettgewebe bei den Wedelstielen der Farnkräuter. Jahrb. d. bot. Gart. Berlin I 1881 u. Naturwiss. Wochenschr. VI 1891; Schimper, Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Zentralbl. XVI 1884; Haberlandt, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887; Benze, Über die Anatomie der Blattorgane einiger Polypodiaceen. Diss. Berlin 1887; Petersohn, Untersuchung des Blattbaues der einheimischen Farne. Lund 1889; Vinge, Bidrag till kännedomen om ormbrunk. bladbyggnad. Lund 1889; Giesenhagen, Die Hymenophyllaceen. Flora 1890; Figdor, Über die extranuptialen Nektarien von Pteridium aquilinum. Österr. Bot. Zeitschr. 1891; Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II 1891; Potonié, Über den Wasserspalten physiologisch entsprechende Organe bei fossilen und rezenten Farnen. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin 1892; Giesenhagen, Über hygrophile Farne. Flora 1892 Ergänzungsbd.; Campbell l. c. 1895; Farmer and Freeman, On the structure and affinities of Helminthostachys zeylanica. Ann. of Bot. XIII 1899; Giesenhagen, Über die Anpassungserscheinungen einiger epiphytischer Farne. Festschr. Schwendener 1899; Die Farngattung Niphobolus 1901. Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. I 4; v. Wettstein, Handbuch II 1 1903.

passung an nach verschiedener Richtung hin extrem wirkende äußere Lebensbedingungen bewirkte Umbildungen dieses hochgradig leistungsfähigen Urtypus.

Der artenreiche Formenkreis der *Pteridophyten* stellt in seiner gegenwärtigen Ausgliederung bekanntlich eine nach außen hin zwar gut abgegrenzte Einheit dar, deren einzelne Verwandtschaftsreihen jedoch in ihren rezenten Vertretern die heterogensten Elemente umfaßt — verschieden nicht nur in ihrer uns nunmehr vorliegenden Gesamtorganisation und ihren Lebensansprüchen, verschieden vor allem in ihrer Vergangenheit, ihrer Abstammung. Es darf uns daher keineswegs wundernehmen, daß der auf dem Wege einer sehr allmählichen Aufwärtsentwicklung der „Luftgeneration" erworbene zweizellige, leichtbewegliche Spaltöffnungstypus während der speziellen phylogenetischen Entwicklung der *Pteridophyten* die verschiedensten Umprägungen erfahren hat. Mußte doch bei der aus dem Wandel der jeweilig sehr verschiedenen äußeren Faktoren resultierenden abwechslungsreichen Vergangenheit derselben gerade derjenige Apparat am meisten betroffen werden, der hiebei eine Hauptrolle spielt. Wenn uns auch aus dem großen Werdegange des *Pteridophyten*stammes gegenwärtig nur mehr sehr heterogene Bruchstücke vorliegen, so sprechen diese doch in ihrer Konformität eine zu beredte Sprache für denjenigen, dem es sich um den roten Faden des Grundtypus handelt. Andererseits steht aber auch zu erwarten, daß, da die Erwerbung des nunmehr erreichten Spaltöffnungstypus bei den einzelnen Formenreihen ihrem verschiedenen Alter den *Bryophyten*vorfahren gegenüber verschieden weit zurückreicht, auch der ursprüngliche *Muscineen*typus gelegentlich noch erhalten bleiben konnte. Dies war naturgemäß nur dort möglich, wo es die äußeren Lebensbedingungen zuließen. Dem Gesagten zufolge war also einerseits die weite Verbreitung des nunmehr erreichten Stadiums, anderseits eine nach verschiedenen Richtungen hin weitgehende gelegentliche Umprägung desselben vorauszusehen.

Damit gehe ich an die kurze Darstellung der wichtigsten einschlägigen gesicherten Tatsachen und ihrer Deutung, bezüglich deren Auswahl folgendes zu sagen ist. Der in diesem Abschnitte gegebenen Fragestellung entsprechend kann es sich mir hier nicht um eine nach Familien geordnete Zusammenstellung derselben handeln, sondern bloß darum, kurz zu zeigen, wo der *Pteridophyten*typus rein vorliegt und wie er infolge von Anpassung nach verschiedenen Richtungen hin verschieden umgeprägt wurde. Ich beschränke mich hier bloß auf die wichtigsten Fälle und muß dies um so mehr, als bei der Notwendigkeit der Berücksichtigung des feineren Baues nur diese

Feinheiten mitberücksichtigende Untersuchungsergebnisse überhaupt herangezogen werden können.[1]) Gleichzeitig sei hier hervorgehoben, daß gerade die Betrachtung der *Pteridophyten* in diesem Sinne wieder ein sehr lehrreiches Beispiel dafür ist, wie wenig die phylogenetische Gesamtentwicklung größerer Formenkreise mit der phylogenetischen Entwicklung eines bestimmten physiologischen Gewebesystemes parallel läuft, und wie wichtig hiebei die weitgehendste Berücksichtigung aller übrigen systematischen und biologischen Verhältnisse ist.

Meine eigenen Untersuchungen erstreckten sich auf folgende Gattungen: *Polypodium*, *Blechnum*, *Scolopendrium*, *Acrostichum*, *Platycerium*, *Ophioglossum*, *Botrychium*, *Cyathea*, *Alsophila*, *Angiopteris*, *Marsilia*, *Schizaea*, *Aneimia*, *Lycopodium* und *Selaginella*.

Ein vergleichender Überblick über die Baupläne der *Pteridophyten*spaltöffnungen liefert das Ergebnis, daß wir es hier mit einem Typus zu tun haben, der leicht als Ausgangspunkt einerseits für den *Gymnospermen*typus und anderseits für jenen der höheren Pflanzen dienen konnte. Es ist, wenn wir von allen später zu beschreibenden sekundären Ausnahmen absehen, ein ziemlich einheitlicher Typus, welcher, wie bereits erwähnt, die für den Spaltöffnungsapparat der höheren Pflanzen ausschlaggebenden histologischen Charaktermerkmale in nuce besitzt, aber in einer ganz unverkennbar unvollkommeneren, plumperen Ausführung. Letztere Tatsache ist wieder gerade phylogenetisch deshalb sehr wichtig, weil sie zeigt, daß selbst die rezenten Vertreter dieses reichgegliederten Formenkreises ihrer kürzeren Landvergangenheit entsprechend im Differenzierungsvermögen des Sporophyten nach dieser Richtung hin den höheren Pflanzen deutlich nachstehen. Eine weitere Bekräftigung dessen bietet die Tatsache, daß auch der *Muscineen*typus innerhalb dieses Formenkreises gelegentlich noch erhalten ist.

Dem *Muscineen*typus gegenüber ist der im folgenden der Kürze wegen als *Pteridophyten*typus bezeichnete Bauplan durch folgende Merkmale charakterisiert. Vor- und Hinterhofleiste deutlich entwickelt unter häufiger Tendenz, die letztere der ersteren gegenüber zu reduzieren, geringer Dickenunterschied zwischen Bauch- und Rückenwand mit gelegentlicher Neigung zur Ausbildung von Ligninsubstanz, deren Auftreten dem *Gymnospermen*typus gegenüber noch nicht streng einheitlich lokalisiert erscheint. Physiologisch resultiert aus diesen Merkmalen begreiflicherweise eine Beweglichkeit, welche dem

---

[1]) Von diesem Standpunkte aus möge auch das p. 156 Fußn. 1 mitgeteilte Literaturverzeichnis beurteilt werden.

Normalapparate der höheren Pflanzen nachstehen muß. Der *Pteridophyten*typus bedeutet demgemäß auch physiologisch eine Vorstufe zu den beiden Extremen *Gymnospermen*typus und Normaltypus der höheren Pflanzen. Weiters wäre zur Prüfung der phyletischen Wertigkeit des *Pteridophyten*typus eine auf ein reiches Material gestützte Untersuchung über die Entwicklungsgeschichte desselben erwünscht, denn alle die zahlreichen Fälle, welche ich im entwickelten Zustande zu untersuchen Gelegenheit hatte und welche ich in der einschlägigen Literatur in Oberflächenansicht abgebildet vorfand, zeigen eine auffallende Übereinstimmung in der Art der seitlichen Abschnürung der Mutterzelle des Apparates von der diese liefernden Epidermiszelle (vgl. Strasburger l. c. 1866—67 Taf. XXXVII fig. 52—55, fig. 47, 39—40; Kny l. c. Taf. XXII fig. 15 usw.; Rauter l. c. fig. 1—3; Wiesner, Anatomie und Physiologie IV. Aufl. 1898, p. 97 fig. 76). Hier scheint auch die ontogenetische Anlage des Apparates bei ihrer viel geringeren und sekundär weniger veränderten Komplikation ein sehr brauchbares Merkmal zur Charakterisierung des Typus abzugeben.

Die eben charakterisierten Merkmale sprechen für einen Typus, der unter im allgemeinen günstigen Feuchtigkeitsbedingungen zu funktionieren Gelegenheit hat. Tritt ja auch nach den Untersuchungen Benzes (vgl. p. 156 Literaturverz.) im Bau der übrigen Gewebe der einheimischen *Polypodiaceen* allgemein der Charakter der Schattenpflanzen hervor; und wenige Gruppen ausgenommen weichen auch die übrigen Familien nicht viel hievon ab. So findet sich der normale *Pteridophyten*typus nach den Angaben der zitierten Autoren und meinen eigenen Nachuntersuchungen bei: *Adianthum capillus Veneris*, *Blechnum brasiliense*, *Microlepia platyphylla*, *Niphobolus Shearii*, *N. penangianus* und *N. Bonii*, *Asplenium bulbiferum*, *A. furcatum*, *Chrysodium vulgare*, *Aneimia fraxinifolia*, *A. rotundifolia*, *Selaginella denticulata*, *S. Martensii* und zahlreichen anderen, auf deren Aufzählung ich hier verzichte, da ich diese Frage zum Gegenstand einer späteren Detailuntersuchung zu machen hoffe.

Die Abänderung des Normaltypus bewegt sich extrem nach zwei Richtungen und zwar im Sinne weitgehender xerophytischer und hygrophiler Anpassung. Nach beiden Richtungen hin sind wieder die verschiedensten Abstufungen nachweisbar.

Umprägungen im xerophytischen Sinne finden sich zunächst bei den *Ophioglossaceen*. Aus dieser Familie ist das nach Bitters Bearbeitung [1]) von Mauritius durch Indien, Australien und Polynesien

[1]) Vgl. Bitter, Ophioglossaceae in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien I 4 p. 469.

bis zu den hawaiischen Inseln verbreitete *Ophioglossum pendulum L.* von Campbell und Copeland auf die Spaltöffnungen hin näher untersucht.[1]) Es ist lehrreich zu sehen, wie bereits bei dieser alten Familie [2]) das Bedürfnis nach Herabminderung der maximalen Öffnungsweite des Apparates zu einem Typus geführt hat, welcher als unverkennbarer Vorläufer des *Gymnospermen*typus bezeichnet werden muß. Wie die zitierten Abbildungen zeigen, handelt es sich physiologisch um denselben Mechanismus, welcher außerhalb der *Gymnospermen* in hoher Ausbildung beim *Gramineen*typus wiederkehrt und kurz darauf hinausläuft, daß die Aktivität auf die dünnwandigen Polteile der Schließzellen verlegt wird, welche bei gesteigertem Turgor passiv die dickwandige mittlere Region der Schließzellen mitbewegen und dadurch eine Öffnung der Spalte bewirken. In der Querschnittansicht unterscheidet sich der Apparat von *O. pendulum* vom normalen *Gymnospermen*typus strenggenommen bloß durch den Mangel der eingelagerten Holzlamellen (vgl. Abb. 3 a—b). Ein weiteres Interesse verdient die Bauchwand der Schließzellen. Sie zeigt nicht nur den steilen Abfall gegen die Atemhöhle zu, sondern wie beim *Gymnospermen*typus fehlt auch hier die Hinterhofleiste. Dies ist auch ganz begreiflich, wenn man folgendes bedenkt: Wie Schwendener gezeigt hat, spielen die beiden Verdickungsleisten beim Bewegungsmechanismus des normalen Spaltöffnungstypus der höheren Pflanzen eine wichtige Rolle. Bei diesem Typus ist aber gerade die mittlere Region der Schließzellen an der Bewegung hervorragend aktiv beteiligt. Von dem Augenblicke an, wo die Aktivität der Bewegung ausschließlich auf die Pole verlegt, wo die mittlere Region bloß passiv mitbewegt wird, wird auch wenigstens die innere Cuticularleiste überflüssig; die äußere bleibt bloß deshalb erhalten, weil ihre nunmehrige Hauptfunktion der Verschluß der Eisodialöffnung und damit der Spalte überhaupt ist.

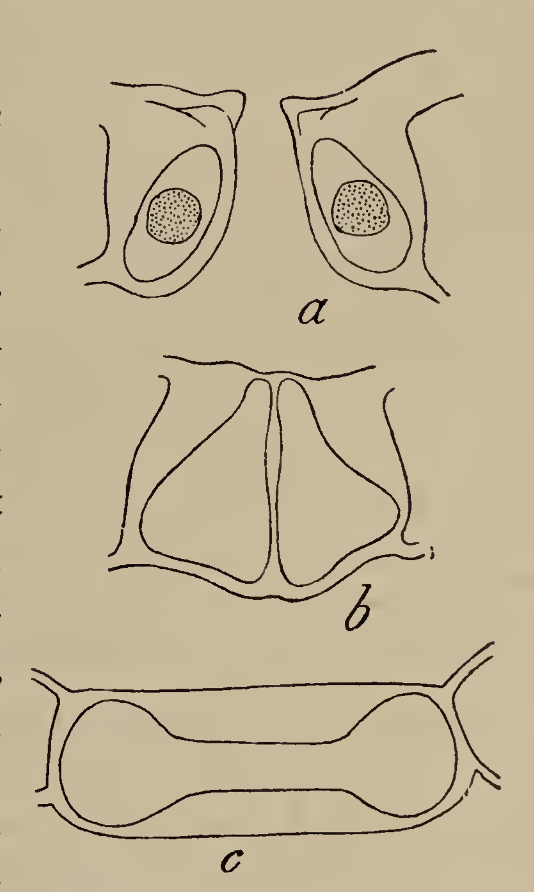


Abb. 3. Spaltöffnungen von *Pteridophyten.* a—b. *Ophioglossum pendulum* (nach Copeland). a) medianer, b) polarer Querschnitt, c) Längsschnitt durch die Spaltöffnung von *Osmunda Claytoniana* (nach Copeland).

[1]) Vgl. Campbell l. c. p. 233 fig. 116; Copeland l. c. p. 349 u. Taf. XIII fig. 36—37.

[2]) Über die systematische Stellung derselben vgl. v. Wettstein, Handbuch II 1 p. 52—53.

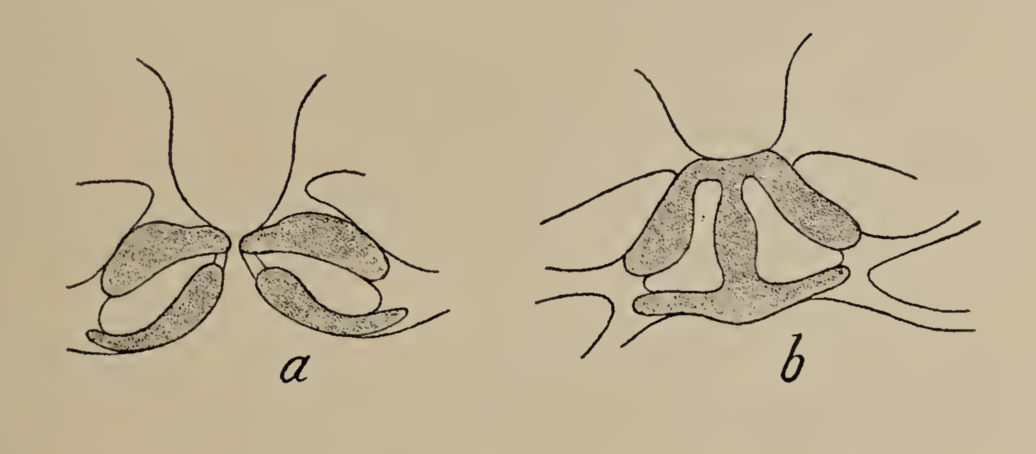
Die Erkenntnis dieser Tatsache ist deshalb sehr wichtig, weil sie zum Verständnis der Entstehung des *Gymnospermen*typus führt. Eine geradezu glänzende Bestätigung der Richtigkeit dieser Auffassung liefert das von Copeland näher studierte *Allium vineale*. Die meisten Arten dieser *Liliaceen*gattung zeigen den innerhalb der Familie in der Regel sehr typisch ausgeprägten Normalapparat, sehr häufig sogar mit äußerem und innerem Hautgelenk (vgl. Haberlandt, Physiol. Anat., III. Aufl. 1904, p. 397 fig. 159 B *Allium Cepa)*. Das häufig an sehr trockenen Standorten vorkommende *A. vineale* besitzt tief eingesenkte Stomata, bei denen die Bauchwände der Schließzellen nicht nur gegen die Atemhöhle zu steil abfallen, sondern auch eine deutliche Reduktion der Hinterhofleiste zeigen, wenn auch der Membrandicke der Schließzellen in der medianen Region entsprechend die Aktivität des Apparates noch nicht ausschließlich auf die Pole verlegt ist. Daß die Hinterhofleiste hier in geringer Ausprägung noch immer erhalten ist, erklärt sich zunächst daraus, daß die sonst mächtige Ausbildung derselben innerhalb der Gattung den Normalzustand und damit ein phyletisches Merkmal darstellt und weiters daraus, daß die xerophytische Anpassung dieser Art wenigstens in der entsprechenden Umprägung dieses Apparates noch nicht sehr weit zeitlich zurückreicht. Jedenfalls stellt uns *Allium vineale* ein lehrreiches Beispiel der Umprägung der Querschnittsform des Normaltypus in der Richtung zum *Gymnospermen*typus vor. Da es sich hier selbstverständlich nur um einen Vergleichsfall aus einem ganz anderen Verwandtschaftskreise handelt, fallen naturgemäß alle weiteren Berührungspunkte, wie Holzeinlagerung usw., weg.

Einen weiteren derartigen Fall, welcher auf dasselbe hinausläuft, stellt *Dasylirion acrotrichum* dar. Bezüglich des feineren Gesamtbaues des Spaltöffnungsapparates dieser Art verweise ich auf Taf. IV fig. 7. Selbst dieser durch so ausgedehnt wirksame Transpirationsschutzeinrichtungen charakterisierte Apparat bildet noch gegenwärtig gelegentlich als physiologisch vollständig überflüssiges Erbstück deutliche Reste der Hinterhofleiste aus (vgl. Taf. IV fig. 7). Daß letzteren physiologisch keine Bedeutung zukommt, geht nicht bloß aus der Unbestimmtheit ihres Auftretens, sondern auch aus dem Grade ihrer Ausprägung deutlich hervor.

In ähnlichem Sinne wie bei *Ophioglossum pendulum L.* ist der Apparat von *Botrychium lunaria* ausgeprägt. Unter den *Marattiaceen* findet sich nach Copeland derselbe Typus, aber infolge stärkerer Membranverdickung in der medianen Region der Schließzellen noch deutlicher ausgeprägt bei *Angiopteris* (vgl. Copeland l. c. Taf. XIII

fig. 38—39), was ich auf Grund eigener Nachuntersuchung für *A. Teysmanni* bestätigen kann, unter den *Osmundaceen* bei *Osmunda Claytoniana* (Copeland l. c. fig. 31—33), unter den *Polypodiaceen* nach Giesenhagen bei der Gattung *Niphobolus.*[1]) Speziell bei *O. Claytoniana* deckt sich der von Copeland abgebildete Längsschnitt fast vollständig mit dem entsprechenden Längsschnitte mancher *Gymnospermen* (vgl. Abb. 3 c). Trotz dieser physiologischen Konvergenz bleibt jedoch die Abgrenzung dem normalen *Gymnospermen*typus gegenüber aufrecht.

Nicht bloß die eben erwähnte xerophytische Umprägung im histologischen Bau des Spaltöffnungsapparates einiger *Pteridophyten* leitet deutlich zum *Gymnospermen*typus hinüber und liefert uns einige direkte phylogenetische Vorläufer desselben, sondern auch die für letzteren charakteristische Verholzung der Schließzellen tritt hier zum erstenmale im Pflanzenreiche auf. Für die *Pteridophyten* hat diese bemerkenswerte Tatsache meines Wissens zum ersten Male Axel Vinge nachgewiesen.[2]) Er bildet (l. c. Taf. II fig. 20) den Querschnitt durch eine Schließzelle von *Todea barbara* ab, welche nicht nur im Gesamtbau, sondern auch in der Art der Verholzung dem *Gymnospermen*typus auffallend nahe steht (vgl. Abb. 4 c). Nach seiner Ab-



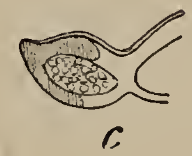


Abb. 4. a—b *Larix* (nach Mahlert). a) medianer, b) polarer Querschnitt, c) *Todea barbara* medianer Querschnitt (nach Vinge).

bildung unterscheidet sich dieselbe von jener der *Gymnospermen* strenggenommen bloß dadurch, daß die Holzlamelle in der Bauch-

[1]) Vgl. Giesenhagen, Die Farngattung Niphobolus 1901 p. 81 fig. E (N. spissus).

[2]) S. Literaturverzeichnis p. 156 Fußn. 1.

wand gegen den Porus zu nicht unterbrochen ist.[1]) Auch für andere Arten konnte Vinge teilweise Verholzung der Schließzellenmembran nachweisen (vgl. l. c. S.-A. p. 15—17). Nach ihm fand später Linsbauer dasselbe bei *Polypodiaceen*, *Osmundaceen*, *Schizaeaceen* und *Lycopodium*arten. Seinen Untersuchungen zufolge, die ich nicht nur für die von ihm untersuchten, sondern auch für einige andere von ihm nicht untersuchte Arten vollauf bestätigen kann, ist der Grad der Verholzung sehr verschieden und innerhalb der *Pteridophyten* keineswegs auch nur annähernd so konstant erblich fixiert wie bei den *Gymnospermen*. In vielen Fällen verholzen die Schließzellen bloß, soweit sie einander berühren (verschiedene *Polypodiaceen)*, bei *Osmunda regalis L.* ist das Lignin bloß auf die Umgebung der Zentralspalte beschränkt, bei *Gleichenia dichotoma* geben häufig sämtliche Wände die Holzreaktion.[2]) Wie wenig noch der Grad der Verholzung bei den *Lycopodiaceen* erblich fixiert ist, zeigt die Angabe Copelands, welcher die Schließzellen im Gegensatz zu Linsbauer als nicht verholzt bezeichnet.[3]) In den von mir untersuchten Fällen konnte ich die Angabe Linsbauers bestätigen. Auch Farmer und Freeman bilden (l. c. Taf. XXIII fig. 18) einen Querschnitt durch den Spaltöffnungsapparat von *Helminthostachys zeylanica* ab, welcher nicht nur im Bau der Bauchwand dem *Gymnospermen*typus äußerst nahe steht, sondern auch im Verlaufe der Konturen der Rückenwand darauf schließen läßt, daß hier eine Holzlamelle eingeschaltet ist. Weitere einschlägige Untersuchungen werden woh sicherlich eine viel weitere Verbreitung dieser Erscheinung innerhalb der *Pteridophyten* nachweisen.

In der Richtung hygrophiler Anpassung ist der Spaltöffnungsapparat bei den *Salviniaceen* umgeprägt, handelt es sich ja hier auch um in ihren sonstigen Merkmalen hochgradig an das Wasserleben

---

[1]) Meine eigene Nachuntersuchung bestätigte zum Teil die Angaben Vinge's, ich fand jedoch überdies Stomata, welche auf dem medianen Querschnitte die Einlagerung einer Holzlamelle zeigten, die sich von jener der *Gymnospermen* bloß dadurch unterschied, daß sie in der Bauchwand weniger weit nach abwärts reichte. Auch dieser Befund bestätigt die weiter unten geäußerte Behauptung, daß in der speziellen Ausbildung dieses neuen Merkmales innerhalb der *Pteridophyten* noch keine weitgehende erbliche Fixierung vorliegt.

[2]) Linsbauer, Zur Verbreitung des Lignins bei Gefäßkryptogamen, Österr. bot. Zeitschr. 1899 p. 317 ff.; Beiträge zur vergleich. Anatomie einiger tropischer Lycopodien, Sitzungsber. d. Wiener Akademie CVII 1898. Vgl. überdies J. Erikson l. c. 1892.

[3]) „I have not found the walls lignified" Copeland l. c. p. 351. Diese Angabe Copelands bezieht sich auf *L. lucidulum Mchx.* und *L. complanatum L.*

angepaßte und dementsprechend sekundär weitgehend modifizierte *Pteridophyten.* Bei *Salvinia natans* sind nach den Untersuchungen von Strasburger und Haberlandt[1]) die Cuticularleisten nur äußerst schwach ausgeprägt. Bei *Azolla caroliniana* fehlen sie nach diesen Autoren und Copeland[2]) vollständig. Ich konnte für diese Art dasselbe bestätigen, wenn auch als seltener Ausnahmefall eine schwache Andeutung einer hinteren Cuticularleiste nachweisbar war. Auch in ihrer sehr herabgesetzten Bewegungsfähigkeit stimmen sie den genannten Autoren zufolge mit den Spaltöffnungen der Schwimmblätter der Wasserpflanzen überein (vgl. Haberlandt l. c. p. 107 bis 109). Der reine Schwimmblattypus im Sinne Haberlandts findet sich nach diesem Autor bei *Alsophila spec.* (l. c. 1904 p. 412 fig. 171 C), was ich auf Grund eigener Untersuchungen für *Alsophila australis* bestätigen kann. Weiters fand ich denselben bei *Alsophila sellowiana* und *Cyathea arborea*, starke Annäherung an denselben bei *Balantium squarrosum* und *Microlepia platyphylla.* Copeland gibt dasselbe für *Dennstaedtia punctilobula* an (l. c. fig. 41). In allen diesen Fällen handelt es sich jedoch um sekundäre, auf Rechnung der Anpassung an sehr feuchte Lebensbedingungen bei meist sehr reich gegliederter Blattspreite zu setzende Umbildungen.

Es erübrigt jetzt nur noch, ganz kurz einige derjenigen Fälle zu erwähnen, wo sich auch innerhalb der *Pteridophyten* noch eine Annäherung an den *Muscineen*typus findet. Dies ist nach den Abbildungen von Erikson bei *Selaginella Martensii* (l. c. Taf. I fig. 3 u. 7), bei *Lycopodium annotinum* und *L. erythraeum* der Fall (l. c. Taf. II fig. 3 u. 5). Bei der meist geringen Transpirationsfläche der *Selaginellen*blätter und der Feuchtigkeit der Standorte, die sie bewohnen, erscheint es vollkommen begreiflich, daß ein physiologisch so unvollkommener Typus sich erhalten konnte.

Adaptive Umänderungen sekundärer Natur sind die von Luerßen genauer studierten Spaltöffnungen von *Kaulfussia* sowie die als Saftventile fungierenden Spalten der extranuptialen Nektarien von *Pteridium aquilinum* welche Figdor näher untersucht hat (s. Literaturverzeichnis p. 156 Fußn. 1). Daß erstere phylogenetisch aus gewöhnlichen Spaltöffnungen hervorgegangen sind, zeigt klar ihre von Luerßen angegebene Entwicklungsgeschichte.

---

[1]) Strasburger l. c. 1866—67 Taf. XXXVI fig. 30; Haberlandt, Flora 1887 Taf. II fig. 13.

[2]) Vgl. Strasburger, Über Azolla, Jena 1873 Taf. III fig. 40 p. 35; Haberlandt l. c. 1887 Taf. II fig. 17; Copeland l. c. fig. 42—43.

Die für den Spaltöffnungsapparat der *Pteridophyten* resultierenden Hauptergebnisse lassen sich kurz in folgendem zusammenfassen: Der beim höchsten Lebermoostypus, der Gattung *Anthoceros* bereits morphologisch, aber noch nicht physiologisch erreichte *Pteridophyten*typus ist bei den *Pteridophyten* in vollem Einklange mit der reichen vegetativen Ausgliederung des Farnsporophyten auch physiologisch erreicht und tatsächlich überall dort verbreitet, wo es die gegenwärtigen Lebensbedingungen erlauben; er erscheint dagegen bei xerophytisch oder hygrophil angepaßten Formen nach diesen beiden Richtungen hin sekundär umgebildet. Gleichzeitig tritt bei xerophytisch angepaßten *Pteridophyten* nicht nur im histologischen Gesamtbau, sondern auch in der Ausbildung des Lignins der direkte Vorläufer des *Gymnospermen*typus auf. Während das im Pflanzenreiche hier historisch zum erstenmal auftretende Merkmal der Schließzellenverholzung bei den *Pteridophyten* in seiner graduellen Ausbildung noch schwankend auftritt, erreicht es im Verein mit der sonstigen histologischen Umprägung des Spaltöffnungsapparates bei den *Gymnospermen* nicht nur seinen Höhepunkt, sondern wird daselbst einer gleichsinnigen Anpassung zufolge zum Konstitutionsmerkmal.

Gymnospermae.[1])

Wie soeben gezeigt wurde, qualifiziert sich bereits der normale *Pteridophyten*typus als ein Bauplan, der bei der häufigen Reduktion der Hinterhofleiste und gelegentlichen Holzeinlagerung ganz unverkennbar zum *Gymnospermen*typus hinüberleitet. Vollends als direkte Vorläufer des letzteren sind jedoch die oben erwähnten Fälle xerophytischer Umprägung zu bezeichnen. Wie beim echten *Gymnospermen*typus ist auch dort die Aktivität des Apparates in die Pole verlegt, welche im Gegensatze zur dickwandigen medianen Region der Schließzellen dünnwandig sind. Hand in Hand damit ging die Holzeinlagerung, die Rückbildung der mechanisch überflüssigen Hinterhofleiste und der steile Abfall der Bauchwände der Schließzellen gegen die Atemhöhle zu. Die Natur hat bei den *Pteridophyten*, den phylogenetischen Vorläufern der *Gymnospermen*, behufs Verminderung der maximalen Öffnungsweite des Apparates zum erstenmal zu dem einfachen Mittel

---

[1]) Bezüglich d. Literatur vgl. I. Abschn. p. 5 Fußn. 1.

gegriffen, die Bewegungsfähigkeit der Schließzellen durch lokalisierte Membranverdickung derselben einzuschränken. Dieses Mittel hat sich so zutreffend bewährt, daß es außer bei den *Ophioglossaceen* und *Marattiaceen* auch bei den verwandtschaftlich so entfernt stehenden *Gramineen* und anderen *Monokotylen* nicht nur allein verbreitet ist, sondern in entsprechender Steigerung und Modifikation zu phyletischen Typen geführt hat. Ich erwähne dies hier deshalb, weil es sich wie bei den *Gramineen* auch bei den *Gymnospermen* um ein Anpassungsmerkmal handelt, das zum Organisationsmerkmal geworden ist. Aber trotz der weitgehenden physiologischen Übereinstimmung sind alle diese Typen in ihren feineren histologischen Merkmalen immer der klare Ausdruck der verwandtschaftlichen Stellung der ihnen zugehörigen Vertreter.

Gerade bei den *Gymnospermen* liegen die Verhältnisse nach dieser Richtung hin besonders klar. Wenn wir die Metamorphose des Blattes von den *Cycadeen* nach aufwärts vergleichend, überblicken, so finden wir als herrschenden Grundzug eine möglichst weitgehende Verkleinerung, Konzentration der transpirierenden Fläche. Dieser gemeinsame Zug steht zweifelsohne in innigem Zusammenhange mit der im Laufe der historischen Entwicklung der *Gymnospermen*-vorfahren[1]) immer größer gewordenen Verbreitung derselben über weitere, gemäßigte, trockene Gebiete. Die Fiederung des *Cycadeen*-blattes, welches habituell noch ein echter Farnwedel ist, spuckt nicht nur im zweiteiligen *Ginkgo*blatt, sondern, wie Prof. v. Wettstein meint,[2]) grobmorphologisch als letzte Reminiszenz noch in der zweiteiligen Blattspitze von *Abies*, anatomisch in der Zweizahl der Gefäßbündel der *Abietineen*nadeln. Hand in Hand mit der weitgehenden Oberflächenverringerung des Blattes als deren Paradigma das Nadelblatt gelten kann, ging die Ausbildung anderer anatomischer Charaktere, wie vor allem die der Armpalissaden und des Transspirationsgewebes oder wie es Bernard in seiner jüngsten ausgezeichneten Untersuchung nennt, des „zentripetalen Holzes".[3]) Die Ausbildung der Armpalissaden erscheint hier gewissermaßen als ein Gegengewicht gegen die Gefahr einer zu weit gehenden Oberflächen-

---

[1]) Über die Abstammung der Gymnospermen vgl. Coulter, The origin of Gymnosperms and the seed habit, Bot. Gaz. 1898 p. 153—168.

[2]) Laut mündlicher Mitteilung.

[3]) Bernard, Le bois centripète dans les feuilles de Conifères, Beitr. z. botan. Zentralbl. XVII 1904. Diese mustergültige vergleichend-anatomisehe Untersuchung enthält zugleich ein zusammenfassendes Literaturverzeichnis und eine ausführliche historische Kritik der früheren diesbezüglichen Untersuchungsergebnisse.

verringerung, mit welcher bei der Notwendigkeit der peripheren Lage der Assimilationszellen leicht eine nachteilige Einschränkung der Assimilationstätigkeit hätte verbunden sein können. Es blieb in diesem Falle der Pflanze nichts anders übrig als die innere Oberfläche durch Membranenfaltenbildung zu vergrößern, um so, wie Haberlandt meint,[1]) für eine vermehrte Anzahl von Chlorophyllkörnern Platz zu schaffen, eine Auffassung die auch durch die neuesten Untersuchungen Reinhardts im wesentlichen bestätigt wurde.[2]) Der mit der weitgehenden Reduktion der Blattgröße verbundene Verlust des feineren Nervennetzes findet wieder seinen physiologischen Ersatz in der Umbildung des „zentripetalen Holzes", von dem Bernard sagt: „La plante a utilisé, en le modifiant, un tissu, très spécial quant à ses caractères et à son origine, et elle l'a modifié plus ou moins, peut-être pour l'adapter au remplacement des nervilles" (l. c. p. 254).

Stand also, wie aus dem Gesagten hervorgeht, der reich gegliederte Formenkreis der *Gymnospermen* in der phylogenetischen Entwicklung des anatomischen Gesamtbaues seiner Assimilationsorgane gewissermaßen unter dem Zeichen einer gleichsinnigen Anpassungsnotwendigkeit, so kann diese bei dem hiebei am meisten betroffenen Spaltöffnungsapparat nicht spurlos vorübergegangen sein. Es darf uns daher auch keineswegs wundern, daß die Reaktion desselben hierauf bei der sonstigen weitgehenden anatomischen Übereinstimmung der *Gymnospermen* zu einem einheitlichen Spaltöffnungstypus geführt hat. Die Lösung dieses Anpassungsproblems war umso leichter, als ja bereits bei gewissen *Pteridophyten* in der xerophytischen Umprägung dieses Apparates der Weg gewiesen war, in welcher Richtung sich dieselbe weiter zu bewegen hatte. Tatsächlich stellt der vollendete *Gymnospermen*typus nichts anderes als die radikale Weiterführung der schon bei einigen *Pteridophyten* klar vorgezeichneten Umprägung des *Pteridophyten*typus vor (vgl. Abb. 4). Der Weg zur Lösung war gegeben. Er hieß: Einschränkung des aktiven Bewegungsmechanismus der Schließzellen durch starke Membranenverdickung ihrer mittleren Region auf die dünnwandig bleibenden Pole, verstärkt durch die Einlagerung von Holzlamellen in die erstere und dadurch bewirkte Herabsetzung der maximalen Öffnungsweite des Apparates. Auf einem sehr radikalen, man möchte sagen, rohen Wege erscheint hiedurch der bei einigen *Ophioglossaceen* und *Marattiaceen* kar vorgezeichnete Umbildungsmodus auf einen Höhepunkt getrieben.

[1]) Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie, III. Aufl. 1904 p. 248.

[2]) Reinhardt, Die Membranfalten in den Pinusnadeln. Bot. Zeit. 1905.

Die mediane Region der Schließzellen wurde aus dem Bewegungsmechanismus ausgeschaltet. Sie wurde aber hiebei nicht nur eine passive, sondern ihrem Wandbau zufolge eine die Beweglichkeit erschwerende Komponente im Kräftespiel des Apparates. Die notwendige Folge hievon war, daß die bei einem normal funktionierenden Apparate für den Bewegungsmechanismus wichtige hintere Cuticularleiste überflüssig wurde und im Laufe der phylogenetischen Entwicklung desselben allmählich verloren ging. Die vordere Cutikularleiste blieb dagegen nach wie vor unentbehrlich, nur wurde ihre jetzige Hauptfunktion die Herstellung des Verschlusses der der früheren Eisodialöffnung entsprechendenSpalte und bei dem Mangel einer Dreiteilung der Spalte damit des Porus überhaupt. Die Einlagerung von Holzlamellen ist ein Glied mehr in der Kette derjenigen Einzeltatsachen, welche die Umbildung des Apparates in dem angegebenen Sinne bedingten.

Wie sehr die erwähnte Reduktion der Hinterhofleiste gewissermaßen ein erbliches Vermächtnis der *Gymnospermen* geworden ist, zeigt der oben für *Bowenia spectabilis* geschilderte Fall (vgl. p. 14—15). Trotz alledem hatte ich erwartet, daß andererseits die Hinterhofleiste gelegentlich noch als atavistisches Merkmal reduziert auftrete. Diese Vermutung hat sich auch tatsächlich bestätigt. So fand ich sie ausnahmsweise bei *Ginkgo,* häufiger dagegen bei *Podocarpus neriifolia* (vgl. Taf. I fig. 6). Außerdem findet sie sich gelegentlich am Spaltöffnungsapparate der Keimbläter von *Ephedra*arten in besonders deutlicher Ausbildung der *Ephedra alata.* Diese Tatsache ist nicht nur phylogenetisch als Bestätigung der eben vorgetragenen Ableitung des *Gymnospermen*typus vom *Pteridophyten*typus wichtig, sondern auch deshalb, weil sie zeigt, daß es gänzlich unberechtigt ist, beim *Gymnospermen*typus von einem Hinterhof zu sprechen, wie das Klemm getan hat (vgl. oben p. 14 Fußn. 1). Im Normalfalle ist überhaupt kein Hinterhof vorhanden, und in den seltenen Fällen, wo die Hinterhofleiste als atavistisches Merkmal auftritt, kann bloß der von der Mitte der Bauchwand bis zur Hinterhofleiste reichende kegelstumpfförmige Raum mit dem normalen Hinterhofe homologisiert werden (vgl. Taf. I fig. 6h), eine Bezeichnung, die ganz zwecklos ist, da dieser Raum ohne scharfe Abgrenzung direkt in die innere Atemhöhle übergeht.

Die erwähnte Einschränkung der maximalen Öffnungsweite des Apparates wurde im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der *Gymnospermen* noch auf andere Weise sehr wirksam verstärkt — nämlich durch Verringerung der absoluten Größe des Gesamtapparates. Wie ich an einem anderen Orte gezeigt habe, läßt sich von den *Cycadeen* aufwärts bis zu den *Casuarinaceen*

eine auffallende Verkleinerung der absoluten Größe der Schließzellen nachweisen, welche ihren Endwert bei *Casuarina* erreicht.[1]) Diese Tatsache ist phylogenetisch und physiologisch keineswegs zu gering zu veranschlagen. Wie ein Vergleich der beinahe riesenhaften Schließzellen der *Cycadeen*, die bei ihrer Größe alle möglichen Nebeneinrichtungen zur Transpirationsverringerung brauchen, mit jenen von *Casuarina* zeigt, handelt es sich hier um eine Erscheinung, in der sich nicht nur die hohe anatomisch-histologische Aufwärtsentwicklung der *Gymnospermen* überhaupt ausspricht, sondern die auch mit den übrigen Zügen der Geschichte des *Gymnospermen*blattes in vollem Einklange steht.

Die auf die *Gymnospermen* bezüglichen allgemeinen Ergebnisse unserer Frage lassen sich kurz dahin zusammenfassen: Der Spaltöffnungsapparat der *Gymnospermen* stellt in allen charakteristischen Merkmalen seiner phylogenetischen Entstehung nach ein Anpassungsmerkmal dar, welches bei der Gleichsinnigkeit der für die morphologische Gesamtentwicklung der *Gymnospermen* ausschlaggebenden Anpassungsrichtung leicht zum phyletischen Merkmal werden konnte. Die Ausschaltung der medianen Region der Schließzellen aus der Aktivität des Bewegungsmechanismus durch Membranverdickung und Holzeinlagerung hatte die allmähliche Reduktion der dadurch mechanisch überflüssig gewordenen Hinterhofleiste zur Folge. Doch selbst bei rezenten *Gymnospermen* tritt diese ausnahmsweise noch als atavistisches Merkmal auf, wodurch die oben gegebene Ableitung des *Gymnospermen*typus vom *Pteridophyten*typus eine weitere Bestätigung erfährt. Hand in Hand mit der histologischen Weiterentwicklung des *Gymnospermen*typus ging eine Verringerung der absoluten Größe des Spaltöffnungsapparates, welche in physiologischer Beziehung eine Weiterführung des durch die übrigen Charaktermerkmale desselben erzielten Effektes bedeutet.

Angiospermae.

Unter den *Angiospermen* hat sich der *Gymnospermen*typus bloß bei den fast in allen ausschlaggebenden phyletisch wichtigen Merk-

---

[1]) Porsch, Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* und seine phyletische Bedeutung, Österr. bot. Zeitschr. 1904 S.-A. p. 13; daselbst die relativen Zahlenangaben nach Mahlert und eigenen Untersuchungen für *Casuarina*.

malen die engste Verwandtschaft mit den *Gymnospermen* zeigenden *Casuarinaceen* in einer modifizierten Form erhalten. Der bei den *Gymnospermen* durchgeführte Bauplan erscheint in der Richtung der Ausbildung seiner Charaktermerkmale hier auf einen Höhepunkt getrieben, der auch mit den übrigen Merkmalen der Familie in vollem Einklange steht. Wie bereits früher (p. 168) mitgeteilt, läßt sich von den *Cycadeen* aufwärts auch eine deutliche Abnahme der absoluten Größe des Apparates konstatieren, die den obigen Angaben zufolge bei *Casuarina* ihren Abschluß findet. Weiter erscheint meines Erachtens auch in physiologischer Beziehung die konsequente Verwertung des Cutins in Form der die Holzlamellen des *Gymnospermen*typus stellvertretenden Cutinlamellen als Weiterführung eines bei den *Gymnospermen* klar vorgezeichneten phyletisch gewordenen Anpassungsmerkmales. Bei der geringen Affinität dieser Substanz zum Wasser dürfte auch im Falle der Benetzung der Schließzellen die Mechanik des Apparates dadurch kaum oder jedenfalls weniger beeinflußt werden als bei Einschaltung von Holzlamellen, welche das Wasser bis zu einem gewissen Grade aufnehmen. Eine experimentelle Nachprüfung dieses Gedankens wäre in phylogenetisch-physiologischer Beziehung sehr dankenswert.

Jedenfalls hört mit den *Casuarinaceen* die Parallele zwischen der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates und der durch die Lehre vom Generationswechsel postulierten Ausgestaltung der Luftgeneration auf. Denn bei den übrigen *Angiospermen* hat das bereits bei den *Pteridophyten* herrschend gewordene Modell entsprechend vervollkommnet die Oberhand gewonnen, und alle Abweichungen hievon sind Folgen einseitiger Anpassung, die begreiflicherweise bei der Mannigfaltigkeit der verschiedenen äußeren Faktoren innerhalb des ungeheuren Formenreichtums der zahlreichen *Angiospermen*familien und wechselnden Veranlagung zur Ausbilduug der verschiedensten phyletischen Typen geführt hat. Von diesen sind vorläufig bloß der *Gramineen-*, *Commelinaceen-* und *Eriocaulaceen*typus histologisch gut charakterisierbar. Ich bin fest überzeugt, daß außer diesen eine große Anzahl anderer Typen vorliegt, deren Erkenntnis einem vergleichenden Studium ihres feineren Baues vorbehalten bleibt. Der einzige methodisch einwandfreie Weg hiezu ist ein genaueres Studium des feineren histologischen Baues des Apparates, gestützt auf ein möglichst reichhaltiges verwandtschaftlich zusammengehöriges Material unter Berücksichtigung aller übrigen uns jeweilig vorliegenden systematischen, phylogenetisch-morphologischen Erkenntnisse.

S e k u n d ä r ist der Spaltöffnungsapparat in den Dienst anderer

Funktionen getreten, wie der Wassersekretion, welche zur Bildung der Wasserspalten führte, als Saftventil verschiedener Nektarien zur Nektarsekretion,[1]) zur Wachsausscheidung bei Früchten *(Cydonia japonica, Rosa glandulosa)* usw. Er erscheint in diesen Fällen seiner jeweiligen Funktion entsprechend umgebildet, vielfach rückgebildet, und zwar häufig unter Beibehaltung physiologisch überflüssiger Charaktere, welche als Erbstücke des Normalapparates, der den phylogenetischen Ausgangspunkt bildete, fixiert wurden (vgl. II. Abschn., p. 87—88).

Ich bin wir wohl bewußt, in diesem Buche nur Bausteine zu einer Phylogenie des Spaltöffnungsapparates gebracht zu haben, aber wenigstens, wie ich glaube, zubehauene Bausteine. Wenn die feinere Anatomie der Vegetationsorgane der Cormophyten ebenso durchgearbeitet sein wird, wie ihre systematische Gliederung schon gegenwärtig ist, dann werden auch immer mehr verbindende Zwischenglieder in der historischen Entwicklung dieses interessanten Apparates aufgedeckt werden. Vorläufig kann ich meine Untersuchungsergebnisse über die Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungsapparate und dem Generationswechsel der Cormophyten bloß dahin kurz zusammenfassen: Wie der v. Wettsteinschen Erklärung zufolge die vier großen Gruppen der Cormophyten ebensoviele Abschnitte in dem großen Anpassungsprozesse der ursprünglich ausschließlich an das Wasserleben gebundenen Pflanze an das Landleben repräsentieren, stellen in demselben Sinne die Spaltöffnungstypen der *Bryophyten*, *Pteridophyten* und *Gymnospermen*, von allen sekundären Anpassungen abgesehen, ebensoviele Stadien der Anpassung des Spaltöffnungsapparates der Luftgeneration an das für diese neue Lebensmedium der Luft dar. Unter den *Angiospermen* zeigt noch gegenwärtig die Familie der *Casuarinaceen* in ihrem Spaltöffnungsapparate den Höhepunkt der konsequenten Weiterführung des bei den *Gymnospermen* vorgezeichneten Bauplanes, eine Tatsache, die in der innigen Verwandtschaft dieser Familie mit den *Gymnospermen* ihre Parallele und Erklärung findet. Der gewaltigen systematischen Ausgliederung der *Angiospermen* entspricht eine ebenso reiche Gliederung ihrer Spalt

[1]) Vgl. v. Wettstein, Über die Kompositen der österreichisch-ungarischen Flora mit zuckerabscheidenden Hüllschuppen. Sitzungsber. d. Wiener Akademie XCVIII 1888.

öffnungen in eine Reihe phyletischer Typen, von denen der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse entsprechend vorläufig der *Gramineen-*, *Commelinaceen-* und *Eriocaulaceen*typus histologisch gut charakterisierbar sind.

Damit möchte ich diesen mühevollen Versuch in der Zukunftsdisziplin der phylogenetischen Pflanzenhistologie vorläufig abschließen und würde mich für die hiezu aufgewendete Arbeitskraft reichlich entschädigt fühlen, wenn es mir gelungen wäre, wenn auch nur für eine enge begrenzte anatomische Organeinheit, die Fruchtbarkeit des phylogenetischen Standpunktes gezeigt zu haben.

Die Parole der phylogenetischen Methode lautet aber:

Die Vergangenheit als Mafsstab für die Gegenwart!

Verzeichnis der benutzten Literatur.[1]

Areschoug, Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane. Englers Jahrb. II 1882.

Baccarini e Cannarella, Sulla struttura e biologia del Cynomorium coccineum L. Atti della R. Accad. d. Lincei Ser. V. Rendiconti Vol. VIII 1899 p. 317—320.

De Bary, Prosobanche Burmeisteri, eine neue Hydnoree aus Südamerika. Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch. z. Halle X 1868 p. 254.

—, Vergleich. Anatomie 1877.

Beck, Monographie der Gattung Orobanche. Biblioth. bot. Heft 19 1890.

Bédélian, Influence de la culture en serre sur quelques plantes des environs de Paris. Rev. génér. de Bot. 1904 p. 144 ff.

Beißner, Über Jugendformen von Pflanzen, speziell von Coniferen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. VI 1888 p. 83—86.

Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Botan. Zeit. 1892.

Benze, Über die Anatomie der Blattorgane einiger Polypodiaceen. Dissert. Berlin 1887.

Bernard, Le bois centripète dans les feuilles de Conifères. Beih. z. bot. Zentralbl. XVII 1904.

Bernatsky, Das Ruscus-Phyllocladium. Englers Jahrb. XXXIV p. 167—177.

Bertrand, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. Ann. des sc. natur. sér. V, XX 1874.

Bobisut, Zur Anatomie einiger Palmenblätter. Sitzungsber. d. Wiener Akad. CXIII Abt. I. Juli 1904.

Bonnier, Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes. Bull. d. l. soc. bot. d. France XXXV 1888.

—, Les plantes arctiques comparées aux mêmes espécès des Alpes et des Pyrénées. Rév. génér. d. Bot. 1894 p. 505.

Boodle and Worsdell, On the comparative anatomy of the Casuarineae. Ann. of Bot. 1894 p. 234—235.

Bowman, On the parasitical connection of Lathraea squamaria and the peculiar structure of its subterranean leaves Transact. of the Linn. Soc. Lond. XVI 1829—33.

Briosi, Intorno alla anatomia delle foglie dell' Eucalyptus globulus Lab. Atti dell' Istit. botan. della R. università Pavia. Milano 1892.

---

[1]) Zur Beschleunigung der Drucklegung wurde dieses Verzeichnis mit Juli 1905 abgeschlossen.

Brown, Vermischte Schriften I 1825.
Buchenau, Juncaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilie II 5.
—, Monographia Juncacearum. Englers Jahrb. 1890.
Bünger, Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapsel. Bot. Zentralbl. 1890 XLII II. Quart. p. 193 ff.
Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume 1897.
Campbell, The structure and development of the mosses and ferns 1895.
Cannarella s. Baccarini.
Chatin, Anatomie comparée des végétaux. II. part. Végét. parasites. Paris 1856—67.
Chester, Gr., Bau und Funktion der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XV 1897 p. 420 ff.
Copeland, Mechanism of Stomata. Ann. of Bot. XVI 1902.
Coulter, The origin of Gymnosperms and the seed habit. Bot. Gaz. 1898 p. 153—168.
Czech, Über die Funktion der Stomata. Bot. Zeit. 1869.
Decaisne, Sur la structure anatomique de l. Cuscuta et du Cassytha. Ann. d. sc. natur. III Sér. Bot. V 1846 p. 248
Dodel-Müller, Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. Nov. Act. d. Leopold. Carol. Akad. LIX Ser. 1.
Dorner, Die Cuscuteen der ungarischen Flora. Linnaea XXXV 1867—68 p. 132—133.
Drude, Lennoaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. IV 1 p. 12.
—, Die Biologie von Monotropa Hypopitys L. und Neottia nidus avis L. Göttingen 1873.
Duchartre, Observations sur la Clandestine d'Europe (Lathraea clandestina). Ann. d. sc. natur. II Sér. XX 1843.
—, Note sur l'anatomie de l'Orobanche eryngii Vauch. Daselbst III Ser. IV 1845 p. 75—76.
—, Note sur l'Hypopitys multiflora Scop. Revue botan. II 1846—47 p. 14.
—, Sur l'Hypopitys multiflora Scop. Ann. d. sc. natur. III Sér. VI 1846 p. 38.
—, Observations anatomiques et d'organogénie sur la Clandestine d'Europe. Mém. présent. à l'Acad. d. sc. de l'Instit. nat. d. France X Paris 1848 p. 438 ff.
Duval-Jouve, Etudes anatomiques de quelques Graminées et en particulier des Agropyrum. Mém. de l'Acad. d. sc. et lettr. VII Paris 1870.
—, Sur quelques tissues de Joncées, de Cypéracées et de Graminées. Bull d. l. soc. bot. d. France XVIII 1871 p. 235—38.
—, Histotaxie des feuilles de Graminées. Ann. d. sc. natur. Bot. 6, Ser. I 1875.
Engler, Balanophoraceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien III 1.
—, Burmanniaceae. Daselbst II 6.
Erikson, Bidrag till kännedomen om Lycopodinébladens anatom. Gradual-Disput. Acta univ. Lund XXVIII 1892. Arb. från Lunds botaniska institution XII.
Farmer and Freeman, The structure and affinities of Helminthostachys zeylanica. Ann. of Bot. XIII 1899.
Figdor, Über die extranuptialen Nektarien von Pteridium aquilinum. Österr. bot. Zeitschr. 1891.
—, Über Cotylanthera Bl. Ein Beitrag zur Kenntnis tropischer Saprophyten. Ann. du jard. d. Buitenzorg XIV 1897 p. 228—229.
Frank, Lehrbuch der Botanik I 1893.
Frye, The embryosac of Casuarina stricta. Botan. Gazette 1903 p. 101—113.
Giesenhagen, Die Hymenophyllaceen. Flora 1890.
—, Über hygrophile Farne. Daselbst 1892 Ergänzungsbd.
—, Über die Anpassungserscheinungen einiger epiphytischer Farne. Festschr. Schwendener 1899.

Giesenhagen, Die Farngattung Niphobolus 1901.
Gilg, Gentianaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. IV 2.
—, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. Englers Jahrb. XIII 1891 p. 541—606.
Goebel, Zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Arb. d. bot. Instit. Würzburg I 1874.
—, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeit. 1880 p. 753 ff.
—, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch III 1. Hälfte 1884 p. 365.
—, Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889 p. 121 ff.
—, Pflanzenbiologische Schilderungen 1889—93.
—, Organographie der Pflanzen 1898—1901.
Grob, Beiträge znr Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter. Biblioth. bot. Heft 36 1896.
Haberlandt, Das Assimilationssystem der Laubmoossporogonien. Flora 1886 p. 45 ff.
—, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsh. Jahrb. XVII 1886.
—, Über das Assimilationssystem. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. IV 1886 p. 206 ff.
—, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887.
—, Physiologische Pflanzenanatomie III. Aufl. 1904.
Hackel, Gramineae Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilie II 2.
Häckel, Systematische Phylogenie I 1894.
v. Hayek, Zur Blattanatomie von Lygeum spartum etc. Österr. bot. Zeitschr. 1902 p. 1 ff.
Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes. I. Abt. 1889.
Hesselman, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. z. bot. Zentralbl. XVII 1904.
Hildebrand, Der Bau der Coniferenspaltöffnungen und einige Bemerkungen über die Verteilung derselben. Bot. Zeit. 1860.
—, Über das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Blumenblättern. Bonn 1861.
—, Entwicklung der Farnkrautspaltöffnungen. Bot. Zeit. 1866.
—, Über die Schwimmblätter von Marsilia und einigen anderen amphibischen Pflanzen. Bot. Zeit. 1870.
—, Über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. Flora 1875 p. 305.
Hiller, Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter. Pringsh. Jahrb. XV 1884 p. 411 ff.
Holm, Studies upon the Cyperaceae. Americ. Journ. of Science 1895—1903.
Holtermann, Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen. Sitzungsber. d. Berliner Akad. 1902 p. 673.
Hovelacque, Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées etc. Paris 1888.
Hy, Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des Muscinées. Ann. d. sc. natur. VI Sér. 1884 XVIII p. 137—138.
Immich, Zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. Flora 1887 p. 435 ff.
Johow, Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens, biologisch-morphologisch dargestellt. Pringsh. Jahrb. XVI 1885 p. 434.
—, Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Daselbst XX 1889 p. 506.
Juel, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von Casuarina. Flora 1903 p. 284—293.

Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora 1897. Ergänzungsbd.

Kamienski, Die vegetativen Organe der Monotropa Hypopitys. Vorläuf. Mitteil. Bot. Zeit. 1881 p. 460.

—, Les organes végétatives du Monotropa Hypopitys L. Mém. d. l. Soc. nation. d. Sc. natur. et mathem. d. Cherbourg XXIV 1882.

Kaphahn, Beiträge zur Anatomie der Rhynchosporeenblätter usw. Beih. zum bot. Zentralbl. 1. Abteil. XVIII 1905.

Karsten, Beiträge zur Kenntnis von Fegatella conica. Bot. Zeit. 1887.

Kaufholz, Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Inauguraldissertation. Rostock 1888.

Kindermann, Über die auffallende Widerstandskraft der Schließzellen gegen schädliche Einflüsse. Sitzungsber. der Wiener Akademie CXI Abt. 1 1902.

Kirchner, Loew, Schroeter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas 1904—05.

Klemm, Über den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen. Pringsh. Jahrb. XVII 1886.

Knoblauch, Beiträge zur Kenntnis der Gentianaceae. Botan. Zentralbl. LX 1894 IV. Quartal p. 322.

Knoll, „Potamogeton Morloti Unger," eine tertiäre Loranthacee. Österr. bot. Zeitschr. 1904 p. 64ff.

Kny, Über Bau und Entwicklung der Riccien. Pringsh. Jahrb. V 1866—67 p. 364ff.

—, Die Entwicklung der Parkeriaceen. Nov. Act. d. Leopold. Carol. Acad. XXXVII 1874.

Koch, Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen. Bot. Abhandl. v. Hanstein Bd. II 1874.

Koehne, Über das Vorkommen von Papillen und oberseitigen Spaltöffnungen auf Blättern von Laubholzgewächsen. Mitteil. d. deutsch. dendrolog. Gesellsch. 1899 p. 47—67.

—, Über einige Fraxinusarten. Gartenflora 1899 p. 282ff.

—, Über anatomische Merkmale bei Berberisarten. Daselbst 1899 p. 19ff.

Kraus, Über den Bau der Cycadeenfiedern. Pringsh. Jahrb. IV 1866.

Krause, Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von Lathraea squamaria. Inauguraldiss. Breslau 1879.

Leitgeb, Die Nostoccolonien am Thallus der Anthocerosarten. Sitzungsber. d. Wiener Akad. LXXVII 1878.

—, Untersuchungen über die Lebermoose 1874—81.

—, Die Atemöffnungen der Marchantiaceen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1880 und Tagbl. d. 45. Naturforscherversamml. Leipzig und Bot. Zeit. 1881.

—, Beiträge zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Mitteil. aus d. bot. Instit. Graz. Jena 1888.

Lemaire, De la lignification de quelques membranes épidermiques. Ann. d. sc. natur. XV 1883 p. 297—302.

Lemcke, Beitrag zur Kenntnis der Gattung Carex. Dissertation. Königsberg 1892.

Lindberg, On Zoopsis. Journ. of the Linn. Soc. London Bot. XIII 1872.

Linsbauer, Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger tropischer Lycopodien. Sitzungsber. der Wiener Akad. CVII Abteil. I 1898.

—, Zur Verbreitung des Lignins bei den Gefäßkryptogamen. Österr. bot. Zeitschr. 1899 p. 322.

Loew s. Kirchner.
Longo s. Pirotta.
Lory, Observations sur la respiration et la structure des Orobanches et autres plantes vasculaires dépourvues de parties vertes. Ann. d. sc. natur. Sér. III, VIII 1847 p. 165.
Luerßen, Über die Spaltöffnungen von Kaulfussia. Bot. Zeit. 1873.
—, Die Farnpflanzen in Rabenhorsts Kryptogamenflora 1889 III p. 638—91.
Mac Dougal, Symbiotic Saprophytism. Ann. of Botany XIII 1899 p. 44.
Magdeburg, Die Laubmooskapsel als Assimilationsorgan. Inauguraldiss. Berlin 1886.
Mahlert, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Bot. Zentralbl. 1885 II p. 54 ff.
Masters, Restiaceae in De Candolles Monogr. Phanerog. I p. 220.
Mazel, Etude d'anatomie comparée s. l. organes de végét. dans l. genre Carex. Dissert. Genf 1891.
Miehe, Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Bot. Zentralbl. LXXVIII 1899 p. 321 ff.
Mielke, Anatomische und physiologische Beobachtungen an den Blättern einiger Eucalyptusarten. Jahrb. d. Hamburgischen Wissenschaftl. Anstalten IV. (Arch. d. botan. Museums) 1892.
Milde, Monographia Equisetorum. Nov. Act. Leopold. Carol. Acad. 1886.
Mirande, Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées (Thèse) Paris 1900.
Mirbel, Recherches anatomiques et physiologiques sur l. Marchantia polymorpha. Mém. d. l'acad. d. sc. d. l'Institut d. France 1835.
Mohl, Über den Bau und das Winden und Ranken der Schlingpflanzen. Tübingen 1827.
Morini, Contributo all' anatomia del caule e della foglia delle Casuarinee. Mem. della R. Accad. d. Scienze d. Bologna 1894 p. 687—694.
Müller, Über die Anatomie der Assimilationswurzeln von Taeniophyllum Zollingeri. Sitzungsber. d. Wiener Akad. CIX 1900.
v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884.
Nawaschin, Über die Sporenausschleuderung bei den Torfmoosen. Flora 1897 p. 151—159.
Nestler, Ein Beitrag zur Anatomie der Cycadeenfiedern. Pringsh. Jahrb. XXVII 1895 p. 341.
Nils Svedelius, Zur Kenntnis der saprophytischen Gentianaceen. Bih. till K. Svensk. Vet. Akad. Handling. Bd. XXVIII Afd. III 1902.
Nordhausen, Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1903 p. 30 ff.
Oliver, On Sarcodes sanguinea Torr. Ann. of Bot. IV 1889—91 p. 315.
Pax, Cyperaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien II 2.
—, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceen. 6. Die Stellung der Cyperaceen im System. Englers Jahrb. VII 1886 p. 310—313.
Peirce, A contribution to the physiology of the genus Cuscuta. Ann. of Bot. VIII 1894 p. 53 ff.
Pérard, Etude anatomique de l'Agropyrum caesium. Bull. d. l. soc. bot. d. France XVIII 1871 p. 433.
Perrot, Anatomie comparée des Gentianacées. (Thèse.) Paris 1899.
Peter, Convolvulaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. IV 3a.

Petersohn, Untersuchung des Blattbaues der einheimischen Farne. Lund 1889.
Pfeffer, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. d. bot. Instit. Würzburg I 1874.
—, Über fleischfressende Pflanzen und über die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe überhaupt. Landwirtschaftl. Jahrb. Berlin VI 1877 p. 991.
—, Pflanzenphysiologie. II. Aufl. 1897—1904.
Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsh. Jahrb. 1869—70.
Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Zentralbl. 1882 Nr. 37—38.
Pirotta, Sulla struttura delle foglie dei Dasylirion. Ann. del R. Istituto bot. d. Roma. III 1888 p. 170 ff.
Pirotta e Longo, Sulla presenza e sulla forma degli Stomi nel Cynomorium coccineum L. Atti d. R. Accad. d. Lincei. Ser. V Rendic. VIII 1899 I Sem. p. 98—100.
Porsch, Über den Spaltöffnungsapparat submerser Blattstiele. Mitteil. d. naturwissensch. Vereins f. Steiermark 1903 u. Österr. bot. Zeitschr. 1903 Nr. 9.
—, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile. Sitzungsber. d. Wiener Akad. CXII Abt. 1 1903.
—, Über einen neuen Entleerungsapparat innerer Drüsen. Österr. bot. Zeitschr. 1903 Nr. 7 ff.
—, Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. Daselbst 1904 Nr. 1—2 u. Verhandl. d. zoolog.-bot. Gesellsch. Wien 1904.
—, Spaltöffnungsapparat und biogenetisches Grundgesetz. Österr. bot. Zeitschr. 1904 p. 266 - 267.
—, Anatomie der Assimilationswurzeln von Campylocentrum chlororhizum Porsch. Orchideenbearbeitung der unter Leitung Prof. v. Wettsteins 1901 unternommenen Expedition nach Südbrasilien. Denkschriften der Wiener Akad. 1905.
Potonie, Über die Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungssystem und dem Skelettgewebe bei den Wedelstielen der Farnkräuter. Jahrb. des botan. Gartens Berlin I 1881 u. Naturwiss. Wochenschr. VI 1891.
—, Über den Wasserspalten physiologisch entsprechende Organe bei fossilen und rezenten Farnen. Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin 1892.
Prantl, Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen. Flora 1872 p. 303 ff.
Prilleux, Structure anatomique et mode de végétation du Neottia nidus avis. Ann. d. sc. natur. Sér. IV Bot. V 1856 p. 276.
Radlkofer, Über die Methoden in der botanischen Systematik, insbesondere über die anatomische Methode. Festrede. München 1883.
Rauter, Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen von Aneimia und Niphobolus. Mitteil. d. naturwiss. Vereins für Steiermark II 1870.
Reinhardt, Die Membranfalten in den Pinusnadeln. Bot. Zeit. 1905.
Reinke, Zur Kenntnis des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon. Flora 1873 p. 151.
—, Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen. Pringsh. Jahrb. XXX 1897 p. 529 ff.
Renault, Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère. Nouvell. Arch. d. Muséum II 2. Sér. Paris 1879.
Rikli, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide. Pringsh. Jahrb. XXVII 1895 p. 485.

Ruhland, Eriocaulaceae. Pflanzenreich 1903.

Ruppin, Zur Geschichte des biogenetischen Grundgesetzes. Naturwiss. Wochenschr. 1902 Nr. 12.

Sadebeck, Equisetaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. I 4 1902.

Sanio, Untersuchungen über die Epidermis und die Spaltöffnungen der Equisetaceen. Linnaea XXIX.

Schacht, Über die Fortpflanzung der deutschen Orchideen durch Knospen. Beiträge zur Anat. u. Physiologie d. Gewächse 1854.

—, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. II. Aufl. 1856.

Schaefer, Über den Einfluß des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates. Pringsh. Jahrb. IX 1888.

Schaeffer, Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Abhandl. aus d. Gebiete d. Naturwissensch. herausgeg. vom naturwiss. Verein Hamburg XIII 1895.

Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. 1896.

Schiffner, Hepaticae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. I 3 1895.

Schimper, Ph. W., Recherches anatomiques et physiologiques sur les mousses. Strasb. 1848.

Schimper, W., Über Bau nnd Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Botan. Zentralbl. XVI 1884.

—, Die Vegetationsorgane von Prosobanche Burmeisteri. Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle XV 1880—82.

Schröter s. Kirchner.

Schwabach, Zur Entwicklung der Spaltöffnungen bei Coniferen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XX 1902 p. 1 ff.

Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Berliner Akad. 1881.

—, Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsber. d. Berliner Akademie 1889.

—, Die Mestomscheiden der Gramineenblätter. Daselbst XXII 1890.

—, Über den gegenwärtigen Stand der Descendenzlehre in der Botanik. Naturwissensch. Wochenschr. 1902 Nr. 11.

Scott s. Williamson.

—, Studies in fossil Botany 1900.

Solereder, System. Anatomie d. Dicotylen. 1899.

Solms-Laubach, De Lathraeae generis positione systematica. Dissert. Berlin 1865.

—, Über den Bau und die Entwicklung parasitischer Phanerogamen. Pringsh. Jahrb. VI 1867—68.

—, Die Familie der Lennoaceen. Halle 1870.

—, Über einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen. Bot. Zeit. 1871.

—, Einleitung in die Paläophytologie 1887.

Spinner, L'anatomie foliaire des Carex suisses. Dissertat. Zürich 1903.

Stahl, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Zeit. 1880 Nr. 51.

—, Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XVI, N. F. IX 1883.

—, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeit. 1894 p. 117 ff.

Stahl, Der Sinn der Micorrhizabildung. Eine vergleichend-biologische Studie. Pringsh. Jahrb. XXXIV 1900 p. 539 ff.

Strasburger, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. V 1866—67.

—, Über Azolla. Jena 1873.

—, Über die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen. Jena 1874.

—, Botan. Praktikum. IV. Aufl. 1902.

Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Coniferenblätter. Pringsh. Jahrb. IV 1866.

Treub, Sur les Casuarinées et leur place dans le system naturel. Ann. d. jard. d. Buitenzorg X.

Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spez. Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnaea 1880—82.

—, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Spaltöffnungsapparates. Verhandl. d. botan. Ver. d. Provinz Brandenburg. Berlin 1880 p. 116—119.

—, Beiträge zur Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Gramineenblätter. Pringsh. Jahrb. XIII 1882.

Uloth, Beiträge zur Physiologie der Cuscuteen. Flora 1860.

Unger, Exantheme der Pflanzen. Wien 1833.

—, Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Pflanzen. Ann. d. Wiener Museums II 1840.

Vaizey, On the anatomy and development of the sporogonium of the mosses. Journ. of the Linn. Soc. Lond. XXIV 1888 p. 262 ff.

Velenovsky, Über einige neue Pflanzenformen der böhmischen Kreideformation. Abhandl. d. böhm. Akad. Prag 1887.

Vesque, L'éspèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. Ann. d. sc. natur. sér. VI T. XIII 1882 p. 1 ff.

—, Contributions à l'histologie systematique de la feuille des Caryophyllacées. Ann. d. sc. nat. VI sér. T. XV 1883 p. 105 ff.

—, De l'emploi des charactères anatomiques dans la classification des végétaux. Bull. d. l. soc. bot. d. France XXXVI 1889 p. XLI ff.

—, Über die Einführung der anatomischen Merkmale in die beschreibende systematische Botanik. Bot. Zentralbl. 1890 I p. 344 ff.

Vinge, Bidrag till kännedomen om ormbrunk. bladbyggnad. Lund 1889.

Voigt, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Bot. Zeit. 1879.

Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt. Berlin 1887.

Westermaier, Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems. Monatsber. d. Berliner Akad. 1881.

—, Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. Festschrift Schwendener 1899.

v. Wettstein, Über die Verwertung anatomischer Merkmale zur Erkenntnis hybrider Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. XCVI 1887.

—, Über die Kompositen der österreich-ungarischen Flora mit Zucker abscheidenden Hüllschuppen. Daselbst XCVIII 1888.

—, Scrophulariaceae in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien IV 3 b.

—, Über direkte Anpassung. Vortrag. Wien 1902.

—, Der Neo-Lamarckismus. Vortrag 1902.

—, Handbuch der systematischen Botanik. 1901—1903.

—, Vegetationsbilder aus Südbrasilien 1904 p. 45—47.

Wiesner, Vorläufige Mitteilung über das Auftreten von Chlorophyll in einigen für chlorophyllfrei gehaltenen Phanerogamen. Botan. Zeit. 1871 p. 619—620.

—, Untersuchungen über die Farbstoffe einiger für chorophyllfrei gehaltenen Phanerogamen. Pringsh. Jahrb. VIII 1872 p. 575 ff.

—, Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. der Wiener Akad. XCVI 1887 p. 182 ff.

—, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. IV. Aufl. Wien 1898.

—, Rohstoffe des Pflanzenreiches. II. Aufl. 1900—1903.

Wilhelm, Über eine Eigentümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1883.

—, s. Hempel.

Williamson and Scott, Further observations on the organisation of the fossil plants of the coal-measures. III. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. Lond. Vol. 186 1896.

Worsdell s. Boodle.

Wulff, Studien über verstopfte Spaltöffnungen. Österr. bot. Zeitschr. 1898 p. 255.

Zeiller, Éléments de Paléobotanique 1900.

Zingeler, Die Spaltöffnungen der Carices. Pringsh. Jahrb. IX 1873—74 p. 128.

Tafelerklärung.[1]

Taf. I.

Fig. 1—4: *Bowenia spectabilis Hook. f.*

Fig. 1: Oberflächenansicht.

Fig. 2: Medianer Querschnitt.

Fig. 3: Polarer Querschnitt.

Fig. 4: Längsschnitt.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf den Blattabschnitt des Blattes der entwickelten Pflanze.

Fig. 5: *Ginkgo biloba L.*

Fig. 5: Medianer Querschnitt. Laubblatt.

Fig. 6: *Podocarpus neriifolia R. Br.* Laubblatt.

Fig. 6: Medianer Querschnitt. Zeigt die reduzierte Ausbildung der Hinterhofleisten; h Hinterhof.

Fig. 7: *Dioon edule Lindl.*

Fig. 7: Medianer Querschnitt. Fieder des Laubblattes der entwickelten Pflanze.

Fig. 8—10: *Casuarina quadrivalvis Labill.*

Fig. 8: Medianer Querschnitt.

Fig. 9: Polarer Querschnitt.

Fig. 10: Längsschnitt; die nur bei tiefer Einstellung sichtbaren cutinisierten Verdickungen der Rückenwand punktiert. Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf den Spaltöffnungsapparat des Stammes der entwickelten Pflanze.

Fig. 11—12: *Gnetum Gnemon L.*

Fig. 11: Medianer Querschnitt.

Fig. 12: Polarer Querschnitt. Laubblatt der entwickelten Pflanze.

---

[1]) Da sämtliche Abbildungen bloß Spaltöffnungen bei verschiedener Schnittführung darstellen, habe ich mich in dieser Figurenerklärung bei normal funktionierenden Spaltöffnungen mit der bloßen Angabe der Spezies und des Organes begnügt, dem dieselben entnommen sind. Nur bei rückgebildeten und modifizierten Spaltöffnungen wurde dies ausdrücklich erwähnt.

Fig. 13: *Hakea saligna Knight.*

Fig. 13: Medianer Querschnitt. Keimblatt.

Fig. 14—15: *Hakea suaveolens R. Br.*

Fig. 14: Medianer Querschnitt. Flächiges Jugendblatt.
Fig. 15: Desgleichen. Blattfieder des späteren Fiederblattes.

Fig. 16: *Anthoceros Husnoti Steph.*

Fig. 16: Medianer Querschnitt. Sporogon.

Taf. II.

Fig. 1—2: *Ruscus Hypoglossum L.*

Querschnitte durch die rückgebildeten Spaltöffnungen der rudimentären Blätter der jungen Pflanze.

Fig. 1: Beide Schließzellen abgestorben, Eisodialöffnung verwachsen.

Fig. 2: Links eine Schließzelle abgestorben, Eisodialöffnung und ein Teil der Bauchwände verwachsen.

Fig. 3—4: *Neottia nidus avis Rich.*

Fig. 3: Rückgebildete Spaltöffnung der Blütenstandsachse in Flächenansicht. Beide Schließzellen stark gegeneinander verschoben.

Fig. 4: Dasselbe im Querschnitte; beide Bauchwände miteinander verwachsen.

Fig. 5—6: *Orobanche gracilis Sm.*

Rückgebildete Spaltöffnungen des Stammes.

Fig. 5: Beide Schließzellen abgestorben, Eisodialöffnung rückgebildet.

Fig. 6: Rechte Schließzelle abgestorben, linke normal entwickelt und Stärke führend; Eisodialöffnung rückgebildet.

Fig. 7: *Potamogeton natans L.*

Fig. 7: Querschnitt durch den untergetauchten Spaltöffnungsapparat der obersten Region des Schwimmblattstieles. Eisodialöffnung vollständig verwachsen.

Fig. 8—9: *Alisma Plantago L.*

Fig. 8: Querschnitt durch den Spaltöffnungsapparat der untersten, dauernd untergetauchten Region des Blattstieles. Vorhofleisten als Verschlußeinrichtung ausgebildet, einen zarten schiefen Kanal bildend. Zentralspalte und Hinterhof geschlossen.

Fig. 9: Querschnitt durch den normalen Spaltöffnungsapparat aus der obersten Luftregion des Blattstieles.

Fig. 10: *Calla palustris L.*

Fig. 10: Querschnitt durch den Spaltöffnungsapparat der untersten, dauernd untergetauchten Blattstielregion. Vorhofleisten übereinandergreifend, Hinterhofleisten mächtig gefördert und enge aneinander gelegt.

Fig. 11: *Menyanthes trifoliata L.*

Fig. 11: Querschnitt durch den Apparat der untersten konstant submersen Blattstielregion. Vorhofleisten übereinandergreifend, Hinterhofleisten vollständig miteinander verwachsen.

Fig. 12—13: *Polygonum amphibium L.* (Wasserform.)

Fig. 12: Normaler Apparat.

Fig. 13: Querschnitt durch den untergetauchten Apparat der obersten Region des Schwimmblattstieles. Vorhofleisten vollständig miteinander verwachsen.

Fig. 14—17: *Schoenoplectus lacustris (L.) Palla.*

Fig. 14: Flächenansicht des normalen Apparates der Luftregion des Stammes in geschlossenem Zustande.

Fig. 15—16: Flächenansichten des konstant untergetauchten Apparates der untersten Stammregion.

Fig. 15: Eisodialöffnung offen, Zentralspalte geschlossen. Die polare Verwachsung der Schließzellen reicht viel weiter gegen die Mitte des Apparates als im normalen Zustande.

Fig. 16: Eisodialöffnung vollständig verwachsen.

Fig. 17: Querschnitt bei vollständiger Verwachsung der Eisodialöffnung.

Fig. 18: *Epipogon aphyllus Sw.*

Fig. 18: Rückgebildete Spaltöffnung des Rhizoms in Flächenansicht. Eisodialöffnung stark reduziert infolge mächtiger Förderung der Cutinleisten.

Taf. III.

Fig. 1—3: *Cytisus scoparius (L.) Lk.*

Fig. 1: Keimblatt.

Fig. 2: Erstes Laubblatt.

Fig. 3: Stamm der entwickelten Pflanze.

Fig. 4—6: *Spartium junceum L.*

Fig. 4: Keimblatt.

Fig. 5: Erstes Laubblatt.

Fig. 6: Stamm der entwickelten Pflanze.

Fig. 7—8: *Genista radiata (L.) Scop.*

Fig. 7: Keimblatt.

Fig. 8: Stamm der entwickelten Pflanze.

Fig. 9—13: *Acacia heterophylla Willd.*

Fig. 9: Keimblatt.

Fig. 10: Unterstes Fiederblättchen des ersten Laubblattes.

Fig. 11: Blattstiel des ersten Laubblattes.

Fig. 12: Blattfieder des als atavistisches Organ auftretenden Fiederblattes der entwickelten Pflanze.

Fig. 13: Phyllodium.

Fig. 14—17: *Zea Mays L.*

Fig. 14: Keimblattscheide. Flächenschnitt.

Fig. 15: Desgleichen im Querschnitt.

Fig. 16: Erstes Laubblatt. Flächenschnitt.

Fig. 17: Desgleichen im Querschnitt.

Fig. 18: *Orobanche gracilis Sm.*

Fig. 18: Reduzierter Spaltöffnungsapparat der Achse. Eisodialöffnung verwachsen, beide Schließzellen Stärke führend.

Taf. IV.

Fig. 1—5: *Opuntia lasiacantha Pfeiff.*

Fig. 1: Keimblatt. Flächenschnitt.
Fig. 2: Desgleichen. Querschnitt.
Fig. 3: Epikotyl. Flächenschnitt.
Fig. 4: Desgleichen. Querschnitt.
Fig. 5: Reduziertes Blatt. Querschnitt.

Fig. 6—7: *Dasylirion acrotrichum Zucc.*

Fig. 6: Im Samen eingeschlossener Kotyledo.
Fig. 7: Laubblatt der entwickelten Pflanze.

Fig. 8—9: *Oxalis bupleurifolia L. St. Hil.*

Fig. 8: Fiederblättchen der atavistischen Laubblattspreite.
Fig. 9: Phyllodium.

Fig. 10—13: *Juncus glaucus Ehrh.*

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf den Spaltöffnungsapparat des Stammes.
Fig. 10: Flächenansicht.
Fig. 11: Längsschnitt.
Fig. 12: Medianer Querschnitt.
Fig. 13: Polarer Querschnitt.

Fig. 12*: *Burmannia candida Bl.*

Fig. 12*: Oberflächenansicht einer rückgebildeten Spaltöffnung von der Unterseite der reduzierten Schuppenblätter. Eisodialöffnung bei starker Verdickung der Vorhofleisten auf einen kurzen, schmalen Schlitz reduziert.

Fig. 13*: *Cotylanthera tenuis Bl.*

Fig. 13*: Oberflächenansicht einer rückgebildeten Spaltöffnung des Stammes. Im wesentlichen dasselbe wie Fig. 12*.

Fig. 14—15: *Leiphaimos aphylla (Jacq.) Gilg.*

Fig. 14: Querschnittsansicht einer rückgebildeten Spaltöffnung der Unterseite der reduzierten Schuppenblätter. Bauchwände der Schließzellen bis zur Mitte verwachsen.
Fig. 15: Desgleichen in der Flächenansicht. Eisodialöffnung vollständig verwachsen.

Fig. 14*: *Casuarina equisetifolia L.*

Fig. 14*: Keimblatt. Querschnitt.

Fig. 16: *Cytinus hypocistis L.*

Fig. 16: Rückgebildete Spaltöffnung der Unterseite der untersten Schuppenblätter im Querschnitte. Bauchwände vollständig verwachsen. Atemhöhle auf zwei kleine Interzellularräume reduziert.

Sachregister.

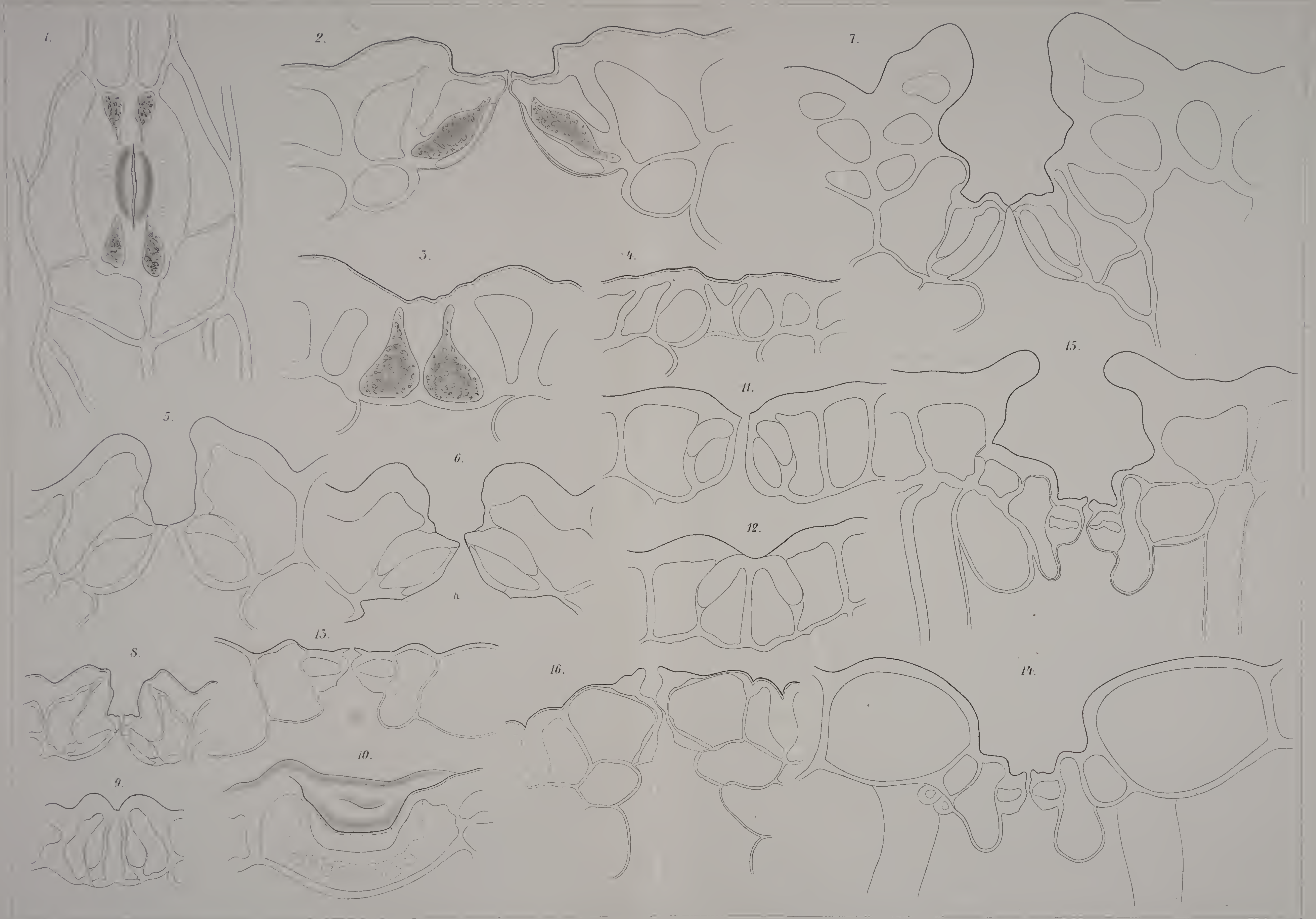
Namenregister.[1]

[1]) Dieses Register enthält bloß die Gattungs- und Artnamen, welche im Texte zitiert sind. Ausgeschlossen wurden die Familiennamen, bezüglich derer auf das Sachregister verwiesen wird, sowie die bloß in den Tabellen I—III enthaltenen Namen.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.



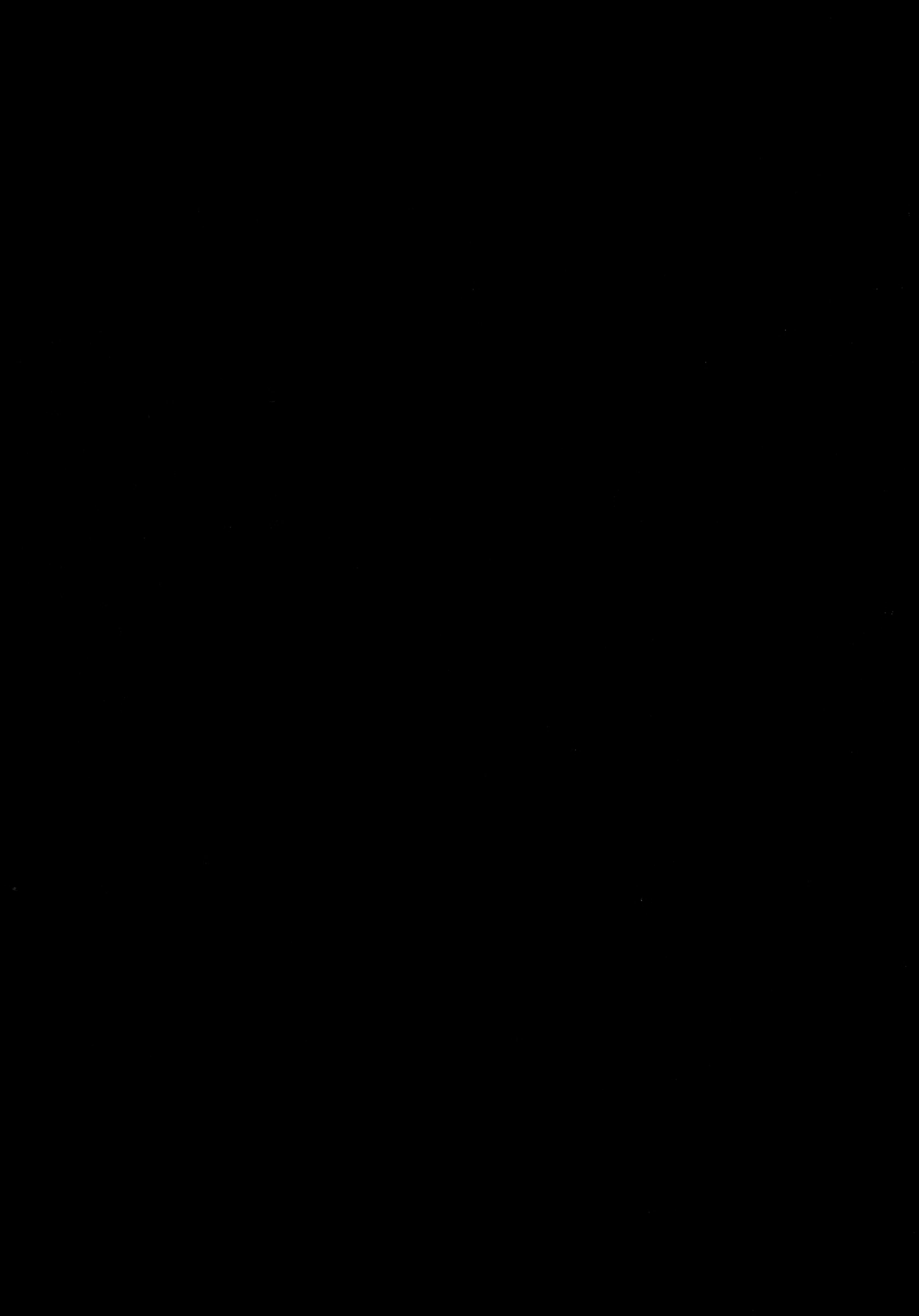


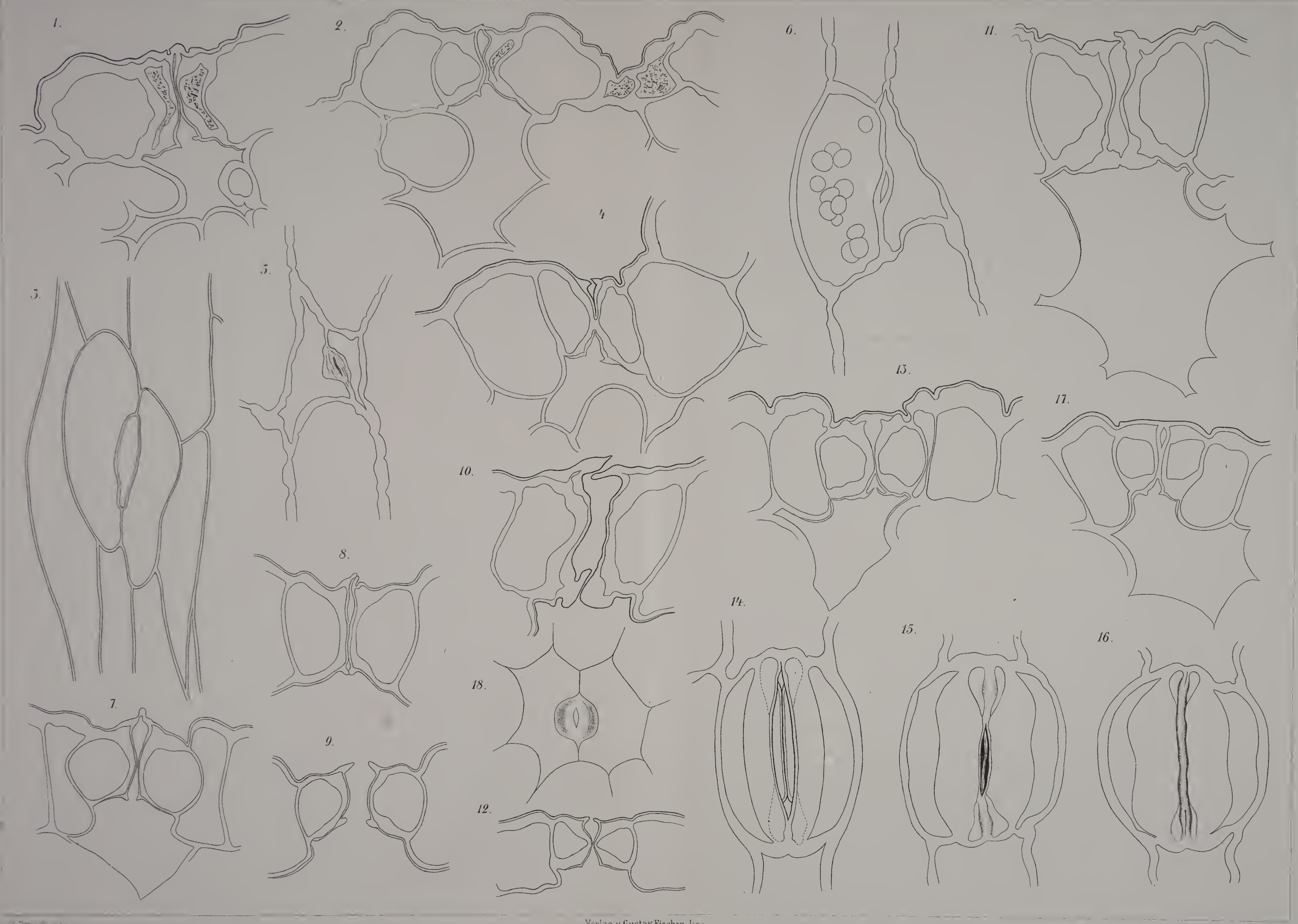


Verlag v Gustav Fischer, Jena.
Lith. Anst. v. [illegible] Arndt, Jena.





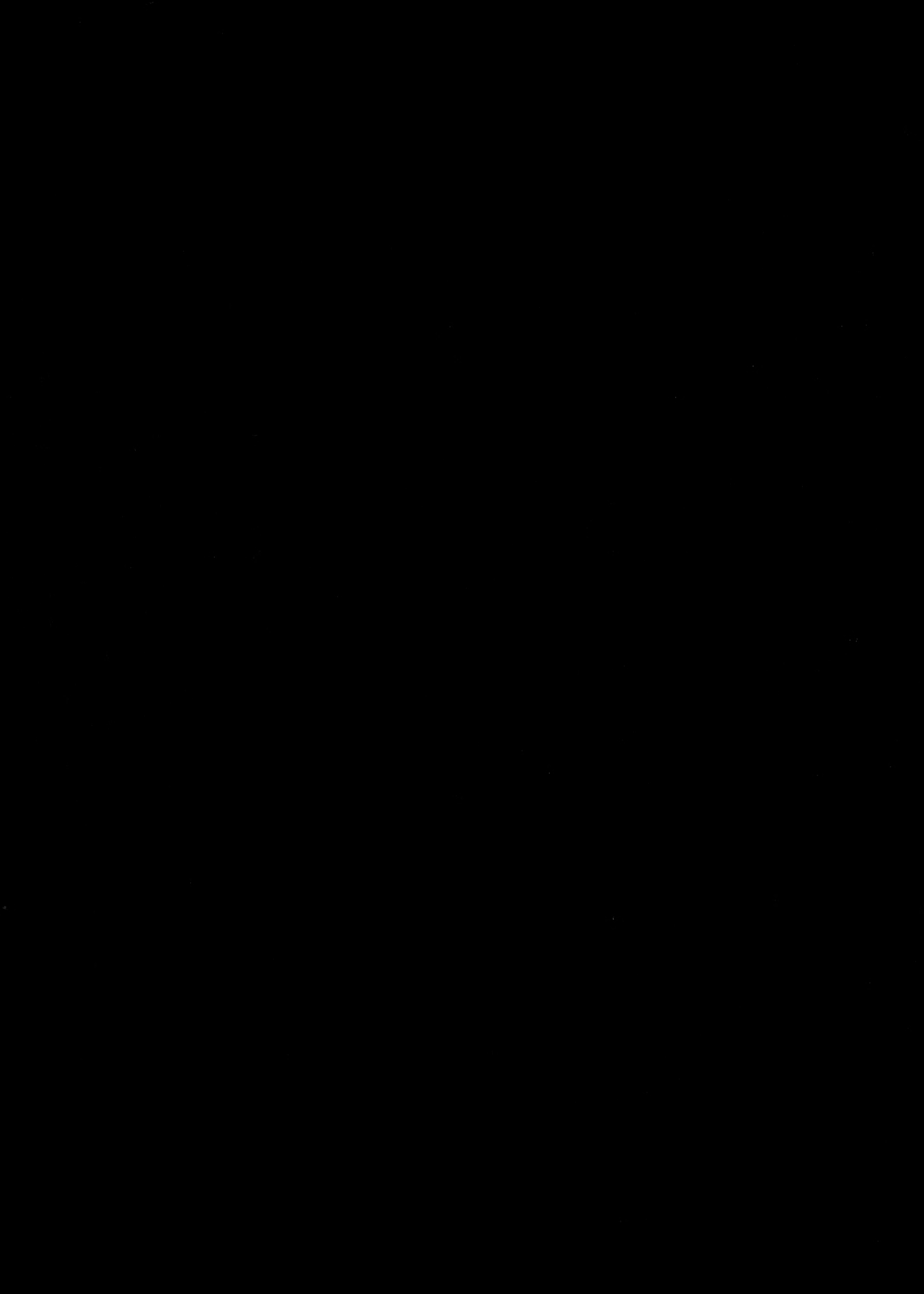


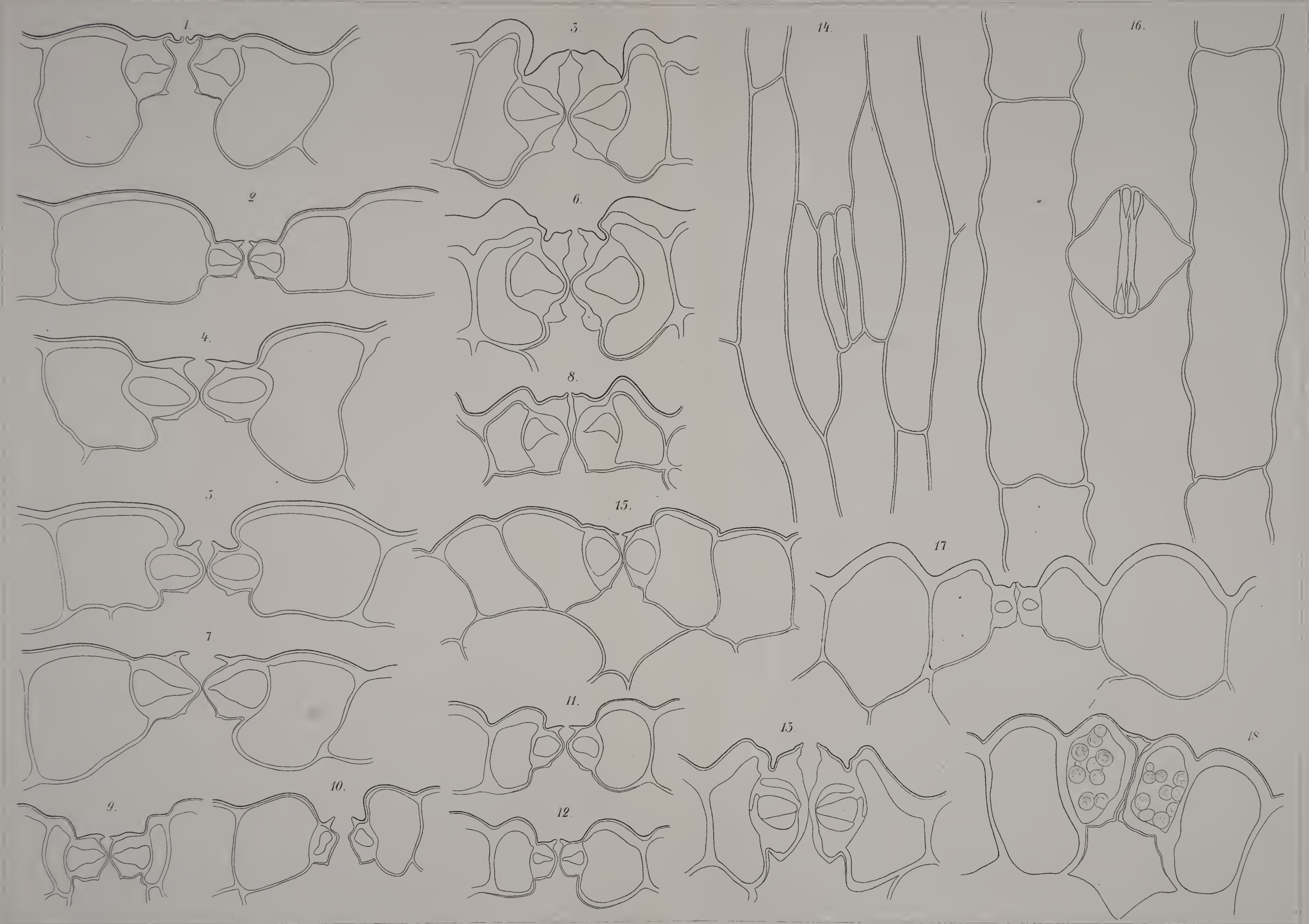


O. Porsch gez. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.





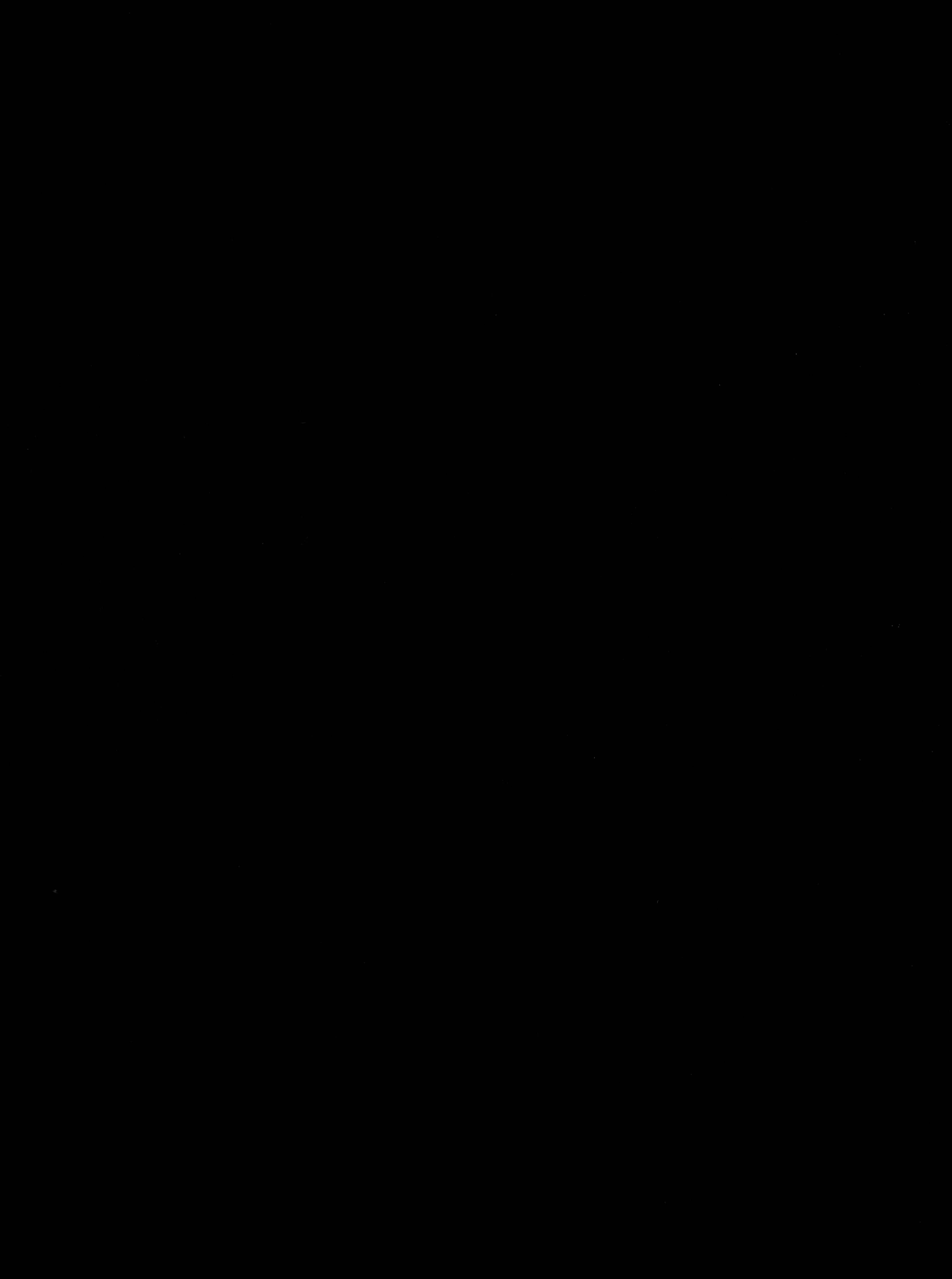




Verlag v Gustav Fischer, Jena. Lith.Anst v J.Arndt Jena.









O Porsch gez.

Verlag v Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.









